Systemtheoretische Interpretation neuerer Verhaltens- und neurophysiologischer Experimente zur Echoortung der Fledermäuse

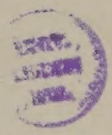
Dissertation

zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

der Fakultät für Biologie
der Eberhard-Karls-Universität Tübingen

vorgelegt von
HEIDI HACKBARTH
aus Nürnberg

1984



Systemtheoretische Interpretation neuerer Verhaltens- und neurophysiologischer Experimente zur Echoortung der Fledermäuse

Dissertation

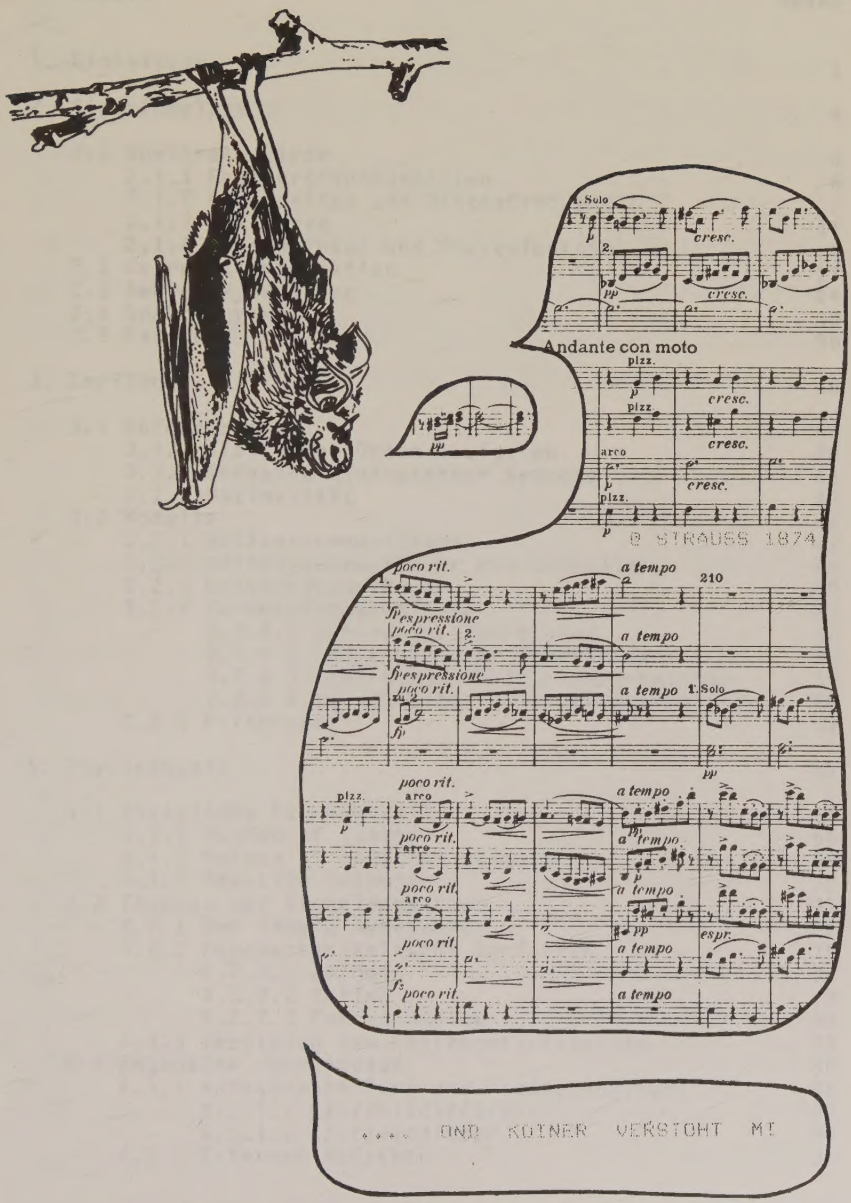
zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

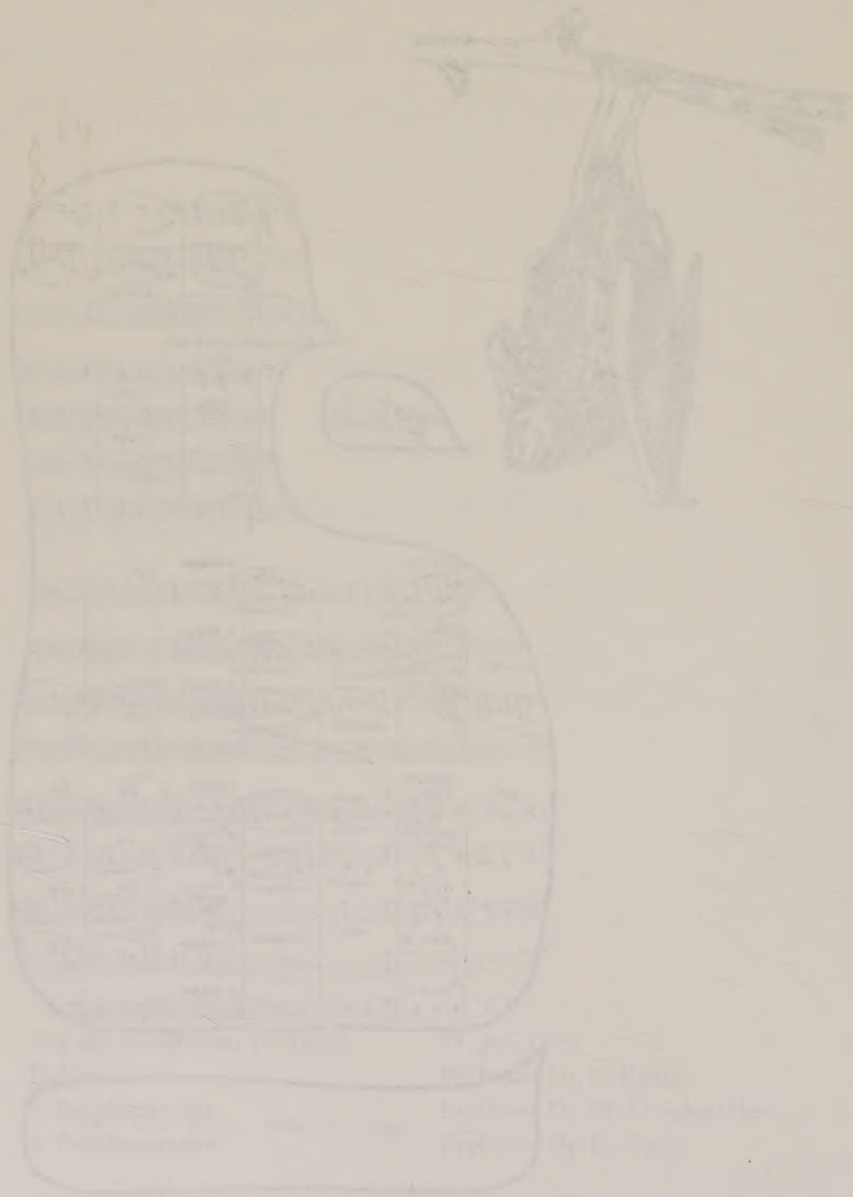
der Fakultät für Biologie
der Eberhard-Karls-Universität Tübingen

vorgelegt von
HEIDI HACKBARTH
aus Nürnberg

1984

Tag der mündlichen Prüfung:	19. Juli 1984
Dekan:	Professor Dr. E. Kulzer
1. Berichterstatter:	Professor Dr. H.-U. Schnitzler
2. Berichterstatter:	Professor Dr. D. Varjú


1. Solo
cresc.
2.
cresc.
Andante con moto
pizz.
cresc.
pizz.
cresc.
arco
cresc.
pizz.
© STRAUSS 1874
poco rit.
a tempo
210
espressione
poco rit.
2.
a tempo
espressione
poco rit.
a tempo
1. Solo
poco rit.
pizz.
arco
a tempo
poco rit.
arco
a tempo
poco rit.
arco
a tempo
espr.
poco rit.
a tempo
poco rit.
a tempo
.... UND KEINER VERSTEHT MI



Inhalt Seite

1. Einleitung 1

2. Signalanalyse 4

2.1 Spektralanalyse 6
2.1.1 Fouriertransformation 6
2.1.2 Bandbreiten und Mittenfrequenz 7
2.1.3 Hüllkurve 11
2.1.4 Phasenwinkel und Phasenfunktion 14
2.2 Korrelationsfunktion 17
2.3 Ambiguityfunktion 24
2.4 Spektrogramm 30
2.5 Rauschen 36

3. Empfänger 40

3.1 Anforderungen 40
3.1.1 Klassische Ortungsaufgaben 40
3.1.2 Aufgaben biologischer Systeme 41
3.1.3 Optimalität 42
3.2 Modelle 44
3.2.1 Hüllkurvenempfänger 47
3.2.2 Hüllkurvenempfänger mit Schwelle 49
3.2.3 Leistungsempfänger 50
3.2.4 Korrelationsempfänger 53
3.2.4.1 Kohärenter Korrelator 55
3.2.4.2 Semikohärenter Korrelator 58
3.2.4.3 Kohärenter Hüllkurvenkorrelator 59
3.2.4.4 Inkohärenter Hüllkurvenkorrelator 60
3.2.5 Filterbank 62

4. Psychophysik 67

4.1 Klassische Psychophysik 68
4.1.1 Method of limits 68
4.1.2 Method of constant stimuli 69
4.1.3 Adaptive Methoden 70
4.2 Theorie der Signaldetektion 71
4.2.1 Der ideale Beobachter 72
4.2.2 Psychophysikalische Verfahren 75
4.2.2.1 Ja/Nein 75
4.2.2.2 Rating 79
4.2.2.3 Forced choice 80
4.2.3 Vergleich von Empfängerleistungen 83
4.3 Angepaßte Meßmethoden 85
4.3.1 Aufgabenstellung und Randbedingungen 86
4.3.1.1 Laufzeitdifferenz 88
4.3.1.2 Laufzeitjitter 90
4.3.2 Internes Rauschen 91

5. Computersimulationen von Dressurversuchen 95

5.1 Histogramme(τ,d') und 68%-Percentile(d') 97
5.1.1 Hüllkurvenempfänger 98
5.1.2 Hüllkurvenempfänger mit Schwelle 101
5.1.3 Leistungsempfänger 102
5.1.4 Korrelationsempfänger 106
5.1.5 Filterbank 110
5.2 Prädiktionskurven Δt_s(d') und Δt_j(d') 115
5.2.1 Laufzeitdifferenz 115
5.2.1.1 Hüllkurvenempfänger 117
5.2.1.2 Hüllkurvenempfänger mit Schwelle 119
5.2.1.3 Leistungsempfänger 119
5.2.1.4 Korrelationsempfänger 122
5.2.1.5 Filterbank 124
5.2.2 Laufzeitjitter 126
5.2.2.1 Hüllkurvenempfänger 128
5.2.2.2 Hüllkurvenempfänger mit Schwelle 130
5.2.2.3 Leistungsempfänger 131
5.2.2.4 Korrelationsempfänger 131
5.2.2.5 Filterbank 135

6. Diskussion 140

6.1 Einordnung experimenteller Daten 141
6.1.1 Prädiktionskurven 141
6.1.2 Psychometrische Kurven 146
6.2 Zeit- oder Frequenzanalyse? 150
6.3 Experimente 153
6.3.1 Absolute Laufzeit 154
6.3.2 Amplitudeninversion 156
6.3.3 Zeitumkehr 160
6.3.4 Tiefpaß- und Bandpaßfilterung 161
6.4 Ausblick 163

7. Appendix 165

7.1 Fouriertransformation 165
7.2 Signalenergie 166
7.3 Analytisches Signal 166
7.4 Mittenfreuquenz 167
7.5 Effektive Bandbreite 167
7.6 Mittlere Bandbreite 167
7.7 Zentrierte mittlere Bandbreite 167
7.8 Hüllkurve 168
7.9 Phasenwinkel 168
7.10 Momentanfrequenz 169
7.11 Kreuzkorrelation 169
7.12 Ambiguityfunktion 170
7.13 Spektrogramm 170
7.14 Rauschen 171
7.15 Tiefpaßfilterung 172
7.16 Psychometrische Kurven 173

8. Literatur 174

9. Zusammenfassung 183

1. Einleitung

Die biologische Echoortung repräsentiert ein Forschungsgebiet, in dem Verhaltensbeobachtungen und elektrophysiologische Experimente bei Tieren durch mathematische Funktionsmodelle in sinnvoller Weise ergänzt werden können. Anders als in der Bionik, wo im Laufe der Evolution bewährte biologische Mechanismen den Anstoß zur Entwicklung entsprechender technischer Verfahren geben, fragt man hier, welches aus der Technik bekannte Ortungssystem eine Parallele in der Natur findet (z.B. Altes 1980b, 1983). Im Sinne einer biologisch-technischen Kreuzkopplung sollte die experimentelle Oberprüfung einer Hypothese gewährleistet und die anschließende Modifikation eines Modells nicht ausgeschlossen sein. Mit dieser Strategie soll hier durch Betrachtung biologischer Sonarsysteme Aufschluß über Informationsverarbeitung im Hörsystem erlangt werden.

Bei der Echoortung der Fledermäuse beeindruckt eine auch in komplexen Situationen schnelle und zuverlässige Informationsverarbeitung, gerade in Anbetracht der Ultraminiaturisierung der Komponenten und deren verhältnismäßig langsamer Funktionsweise. Während der Wissensstand über die erzeugten Lautstrukturen und Einzelheiten bestimmter Ortungsleistungen ein relativ hohes Niveau erreicht hat, gibt es keine eindeutigen Aussagen darüber, mit welchen Methoden das Gehör Ultraschallechos tatsächlich auswertet. Bisher diskutierte

Modelle basieren vornehmlich auf radartechnischen Systemen wie etwa dem Korrelationsfilter.

Diese Arbeit setzt sich zum Ziel, bisher diskutierte Empfängertypen einer kritischen Würdigung zu unterziehen, aber darüber hinaus auf der Grundlage biologischer Daten und Erkenntnisse weitere Modellvorstellungen zu entwickeln, um schließlich durch Vorschläge für Dressurversuche einen Schlüssel für die experimentelle Überprüfbarkeit dieser Hypothesen zu bieten. Die Eignung der Empfängermodelle zur möglichst genauen Laufzeitschätzung steht bei diesen Untersuchungen im Vordergrund.

Im Kapitel "Signalanalyse" (2) präzisieren spezifische Kenngrößen und zeit- und/oder frequenzabhängige Darstellungen die Beschreibung von Signalen und deren Modifikationen durch den Reflektor und durch äußere Störungen. Dies führt auf die Schätzung von Ortungsparametern aus den Echos, wie z.B. der Entfernung, der Radialkomponente der Relativgeschwindigkeit oder der Oberflächenbeschaffenheit von Objekten.

Das Kapitel "Empfänger" (3) beschreibt die Funktionsweise von Modellen zur Laufzeitschätzung.

Im Kapitel "Psychophysik" (4) sind neben konventionellen psychophysikalischen Methoden solche beschrieben, die den

Besonderheiten des Versuchstieres Fledermaus in Dressurversuchen Rechnung tragen. Daraus ergeben sich sowohl Richtlinien für zukünftige Verhaltensuntersuchungen als auch Randbedingungen für Gedankenexperimente, die den nachfolgenden Computersimulationen zugrunde liegen.

Die Ergebnisse der Vorhersage von Empfängerleistungen bei der Laufzeitschätzung in Abhängigkeit vom Signal/Rausch-Verhältnis sind im Kapitel "Computersimulationen" (5) aufgeführt.

In der abschließenden "Diskussion" (6) werden die Prädiktionen mit den bisher vorliegenden experimentell ermittelten Daten verglichen und daraus Konzepte für zukünftige Versuche abgeleitet.

Rechnungen zu einzelnen Abschnitten sind im "Appendix" (7) zusammengestellt.

2. Signalanalyse

Zur Unterordnung der Mikrochiroptera zählen etwa 700 Fledermausarten, die gemeinsam mit den Flughunden (Unterordnung Megachiroptera) die Ordnung der Fledertiere (Chiroptera) bilden. Die Mikrochiropteren orientieren sich in ihrer Umwelt vorwiegend mit Hilfe der Echoortung. Einen Eindruck von der Leistungsfähigkeit ihres Biosonars vermitteln die Obersichtsartikel von Griffin (1958), Airapetianz und Konstantinov (1974), Schnitzler und Henson (1980) und Schnitzler (1984).

Vergleichende Untersuchungen zum Echoortungsverhalten der Fledermäuse zeigen, daß verschiedene Arten unterschiedliche Laute verwenden. Außerdem verfügen die einzelnen Arten über ein Repertoire mehrerer Lauttypen, aus dem sie in Abhängigkeit von der Ortungssituation auswählen.

Fledermauslaute bestehen nur aus einer frequenzmodulierten (FM) Komponente oder setzen sich aus einem konstantfrequenten (CF) und einem FM-Teil zusammen. Die FM-Komponenten sind kürzer als 5-10 ms. CF-Komponenten dauern wenige bis über 100 ms an. Die Frequenzen liegen zwischen 15 und 160 kHz. Neben den reinen FM-Pulsen kommen die Kombinationen lang CF/FM, kurz CF/FM und FM/kurz CF vor. Weiterhin unterscheiden sich die Lauttypen durch den Gehalt an Ober-

wellen und die Art der Frequenzmodulation. Bild 2.1 zeigt einige Beispiele. Einen detaillierten Katalog findet man z.B. bei Simmons und Stein (1980).

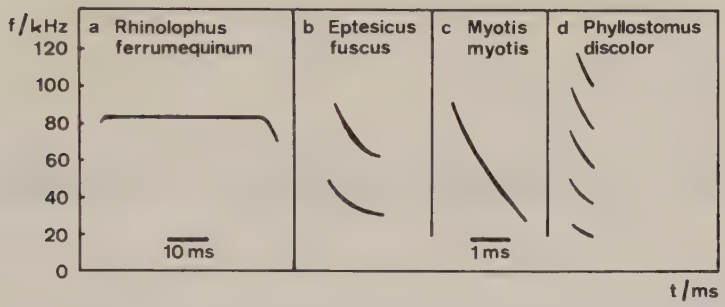


Bild 2.1: Frequenz-Zeit-Verlauf unterschiedlicher Lauttypen. a: lang CF/FM; b: FM/kurz CF; c: FM; d: FM mit mehreren Harmonischen.

Aus der Radartheorie weiß man, daß FM-Signale unter bestimmten Voraussetzungen Abstand und Struktur von Objekten zu kodieren vermögen, während sich CF-Signale besser zur Schätzung von Relativbewegungen und Raumwinkeln eignen. Eine durch Evolution hervorgerufene Anpassung an die vielfältigen Anforderungen an ein Ortungssystem stellt die Zusammensetzung aus CF- und FM-Teil dar.

Die Analyse von Sonarsignalen umfaßt die Beschreibung nach dem Fourierspektrum, der (den) Bandbreite(n), der Hüllkurve, der Phase, der Frequenzmodulation, der Korrelations- und der

Ambiguityfunktion. Die Beschreibung von Rauschsignalen erfordert zusätzliche Angaben.

2.1 Spektralanalyse

2.1.1 Fouriertransformation

Wichtige Anhaltspunkte zur Abschätzung theoretisch möglicher Ortungsleistungen liefert das Fourierspektrum. Diese Transformation (FT) führt auf komplexwertige Funktionen im Frequenzbereich (App. 7.1). Vereinfachend verzichtet man meist auf die Angabe der durch den Imaginärteil bedingten Phasenbeziehung der einzelnen Frequenzkomponenten untereinander und stellt den Betrag oder das Betragsquadrat der Fouriertransformierten dar. Diese reellwertigen Funktionen, das Amplitudendichtespektrum bzw. das Energiedichtespektrum spiegeln die Verteilungen der Amplituden bzw. der im gesamten Laut enthaltenen Schallenergie (App. 7.2) auf einzelne Frequenzintervalle der Breite 1 Hz wieder. Bei logarithmischer Achseneinteilung stimmt der Kurvenverlauf beider Funktionen überein (Bild 2.2). Da im Betragsspektrum die Phasenfunktion, d.h. die Information über die zeitliche Abfolge der beteiligten Frequenzen, fehlt, ist das Signal nicht mehr eindeutig rekonstruierbar (vgl. Abschnitt 2.1.4).

Bei reellwertigen Signalen wie dem Schalldruck entstehen zu

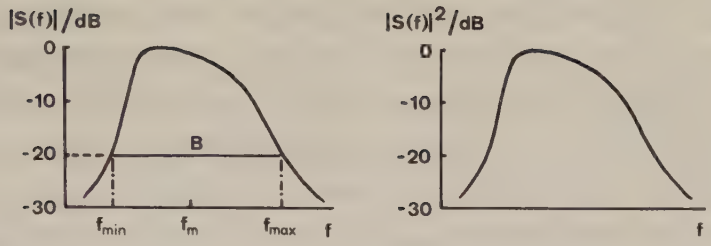


Bild 2.2: Logarithmiertes Amplitudendichtespektrum $|S(f)|$ und logarithmiertes Energiedichtespektrum $|S(f)|^2$, 20 dB-Bandbreite $B=f_{max}-f_{min}$ und Mittenfrequenz f_m.

Null symmetrische Spektren. Die konventionelle, auf positive Frequenzen beschränkte Darstellung bedeutet keinen Informationsverlust. Die Basis der Radar- und Sonartheorie bilden komplexwertige Signale, da sie Berechnungen häufig stark vereinfachen. Dazu ergänzt man den reellwertigen Amplitudenverlauf um einen Imaginärteil (App. 7.3). Dieses "analytische Signal" besitzt dann nur ein halbseitiges Spektrum.

2.1.2 Bandbreiten und Mittenfrequenz

Der Begriff der Bandbreite und die Mittenfrequenz spielen beim Vergleich mehrerer Signale hinsichtlich ihrer Eignung zu bestimmten Ortungsaufgaben eine zentrale Rolle. Es ist zwischen 20 dB-Bandbreite, effektiver, mittlerer und zentrierter mittlerer Bandbreite zu unterscheiden.

Wenngleich jedes auf die Dauer T begrenzte Signal ein unendlich ausgedehntes Spektrum besitzt, muß man sich bei der Fourierdarstellung von Lauten auf einen Frequenzbereich beschränken. Bezieht man sich auf das Intervall, innerhalb dessen die (logarithmierte) Energiedichte z.B. überall weniger als 20 dB unter dem Maximalwert liegt, legt die Differenz aus der größten (f_{max}) und der kleinsten auftretenden positiven Frequenz (f_{min}) die "20 dB-Bandbreite" B fest, bei Woodward (1957) auch "frequency span" genannt (Bild 2.2). Bei einem "unterbrochenen" Spektrum summieren sich die einzelnen Intervalle zu B auf wie bei Woodward (1957, S. 118) zum "total range of occupied frequencies". Mit Hilfe dieser Vereinbarung erhält man dann ein endliches Bandbreite-Zeit-Produkt BT.

Der Schwerpunkt legt die Träger- oder "Mittenfrequenz" f_m fest (Bild 2.2). Seiner Definition liegt wiederum ein auf die positive Frequenzachse beschränktes Energiedichtespektrum zugrunde (App. 7.4).

Den Begriff der "effektiven Korrelationsbandbreite" (Burdic 1968) β_e findet man in der Theorie bei der Abschätzung des Auflösungsvermögens bei Echos von zwei oder mehr Objekten. Im folgenden wird β_e kurz als effektive Bandbreite bezeichnet. β_e ist definitionsgemäß (App. 7.5) unabhängig von der Mittenfrequenz. Ist das Energiedichtespektrum innerhalb der 20 dB-Bandbreite konstant, gibt β_e etwa den insgesamt okku-

pierten Frequenzbereich (negative Frequenzen also eingeschlossen) an, d.h. $\beta_e = 2B$. Ist die Energiedichte nicht gleichmäßig über B verteilt, nimmt der Betrag von β_e geringfügig ab. Die Übersicht in Bild 2.3 demonstriert dies für rechteckförmige Spektren schmal- und breitbandiger Signale und liefert zugleich die Grundlage für die folgenden Abschätzungen.

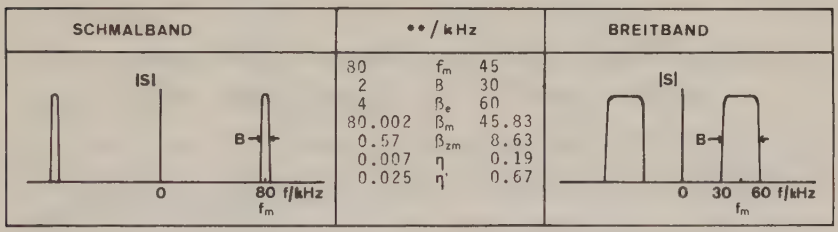


Bild 2.3: Vergleich von Mittenfrequenz (f_m), 20 dB-Bandbreite (B), effektiver (β_e), mittlerer (β_m) und zentrierter mittlerer Bandbreite (β_{zm}) sowie der Quotienten η und η' für ein schmalbandiges und ein breitbandiges Signal aus der schematischen Darstellung der Spektren |S|. Die Werte wurden für energiegleiche Signale berechnet.

Dem Trägheitsmoment eines starren Körpers vergleichbar liefern Energieanteile bei höheren Frequenzen einen größeren Beitrag zu der "mittleren Bandbreite" β_m (App. 7.6). Anders als die effektive und die 20 dB-Bandbreite ist β_m von der Mittenfrequenz abhängig: β_m ist stets größer als f_m, nähert sich f_m aber umso mehr, je schmalbandiger ein Signal ist,

$$\beta_m \geq f_m .$$

Eine Formveränderung im Spektrum bei gleichbleibender Energie und gleicher Mittenfrequenz wirkt sich nur wenig auf β_m aus. Bei theoretischen Abschätzungen ist zu beachten, daß β_m in der Literatur häufig als "effektive" Bandbreite bezeichnet wird.

Mit der "zentrierten mittleren Bandbreite" β_{zm} (App. 7.7) verfügt man über ein wiederum von der Mittenfrequenz unabhängiges Maß ähnlich dem Trägheitsmoment eines starren Körpers bezüglich der Achse durch seinen Schwerpunkt. β_{zm} beträgt für glatte Spektren etwa 1/3 bis 1/4 der 20 dB-Bandbreite und damit 1/7 der effektiven Bandbreite:

$$\beta_{zm} \approx B/3.5 \approx \beta_e/7.$$

Mit Hilfe der Quotienten

$$\eta = \beta_{zm}/\beta_m \text{ oder } \eta' = B/f_m$$

lassen sich Schmalband- von Breitbandsignalen unterscheiden. Mit der Approximation $\beta_m \approx f_m$ gilt:

$$\eta \approx \eta'/3.5.$$

Für Werte η größer als 0.1, also $B > f_m/3$, treten die Breitbandeigenschaften eines Signals in den Vordergrund. Dafür stellen FM-Laute typische Beispiele dar, während die CF-Komponenten der Ultraschallaute zu Schmalbandsignalen zählen.

Auch die Auswirkungen von Relativbewegungen (v) können in diesem Kontext betrachtet werden. CF-Komponenten mit der Trägerfrequenz f_m erfahren eine Frequenzverschiebung zu $f_m \cdot (1+v/c)/(1-v/c) \approx f_m \cdot (1+2v/c)$, wenn c die Schallgeschwin-

digkeit ist (Bild 2.4a). Bei Breitbandsignalen muß man die frequenzabhängige Verzerrung um $f_d(f) \equiv f \cdot 2v/c$ in Betracht ziehen (Bild 2.4b).

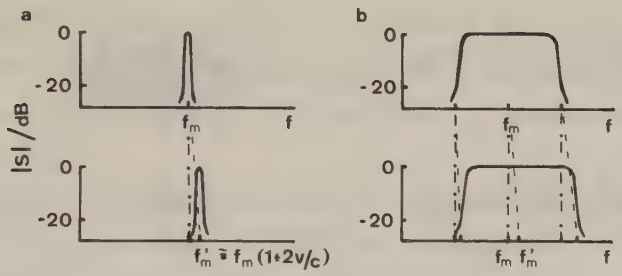


Bild 2.4: Auswirkung von Dopplereffekten auf die Spektren|S| von Schmalband- (a) und Breitbandsignalen (b): Translation gegenüber Verzerrung.

Zusammenfassung:

Die 20 dB-Bandbreite und die Mittenfrequenz geben ein gutes Maß für die Charakterisierung rechteckförmiger Spektren. Alle anders definierten Bandbreiten lassen sich aus diesen beiden Kennwerten abschätzen. Für Signale mit $B > f_m/3$ sind die Breitbandeigenschaften zu berücksichtigen.

2.1.3 Hüllkurve

Bei Schmalbandsignalen erweist sich die Beschreibung des Amplitudenverlaufs durch einen unter einer Hüllkurve oszillie-

renden Träger (f_m) als vorteilhaft, z.B. wird die erforderliche Abtastrate von $2f_m+B$ auf B reduziert (Knight et al. 1981). In der Praxis werden Hüllkurvendetektoren meist mit einem Gleichrichter und einem Tiefpaß implementiert. Das Ausgangssignal hängt stark von der Obertragungscharakteristik des verwendeten Tiefpasses ab (Obertragungsfunktion mit Phasenverschiebung und endlicher Filtersteilheit).

Einfach gestaltet sich die Hüllkurvenberechnung bei einem CF-Signal s(t), wobei der Träger f_m von einer für die Dauer T von Null verschiedenen, positiven Funktion a(t) moduliert sei:

$$s(t) = a(t)\cdot\cos(2\pi f_m t), \quad 0\leq t\leq T.$$

Quadriert man s(t) und addiert die Funktion $a^2(t)\cdot\sin^2(2\pi f_m t)$, so gewinnt man als Hüllkurve a(t) aus der positiven Quadratwurzel der Summe. Der Nomenklatur von Rice (1982) folgend, wäre a(t) der Betrag der "komplexen natürlichen Einhüllenden" eines vereinfachten Beispiels.

Frequenzmodulationen beruhen auf einer zeitabhängigen Phasenfunktion $\varphi(t)$ im Argument der Winkelfunktion:

$$s(t) = a(t)\cdot\cos(\varphi(t)).$$

Bei breitbandigen Signalen verliert a(t) dann seine Bedeutung als Einhüllende, da die Addition des entsprechenden Sinusterms nur eine Näherung darstellt (Rubin and DiFranco 1963). Eindeutig, d.h. ohne zusätzliche Angaben von Tiefpaßeigenschaften, und damit gleichzeitig für FM-Pulse

gültig ist die Vorschrift zur Hüllkurvenberechnung aus dem analytischen Signal (App. 7.8).

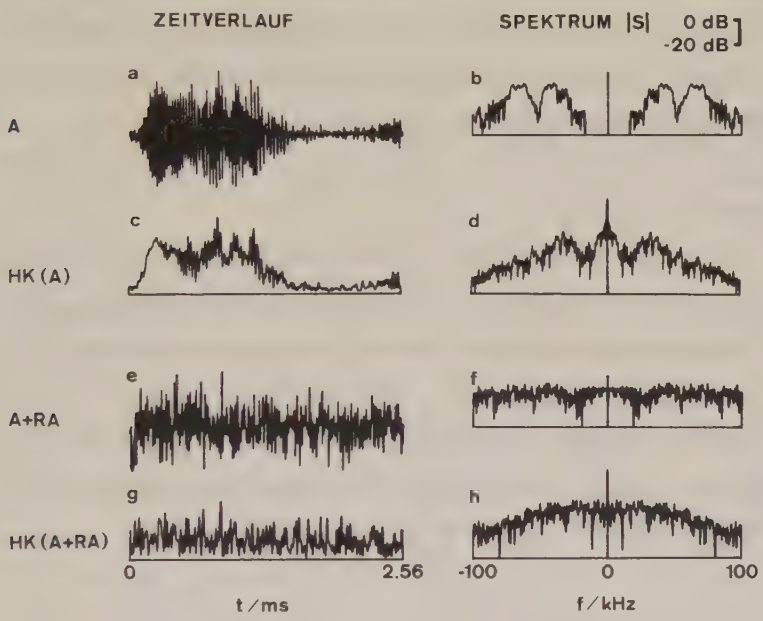


Bild 2.5: Spektrale Auswirkungen der Hüllkurvenbildung. Links die Amplitudenverläufe eines Eptesicus-Lautes ohne (A) und mit überlagertem Rauschen (A+RA) und deren Hüllkurven (HK(A), HK(A+RA)), rechts die entsprechenden Spektren |S|. Das Signal/Rausch-Verhältnis beträgt 20 dB.

Bild 2.5 schildert die spektralen Auswirkungen der Hüllkurvenbildung für einen im Labor aufgenommenen Laut von Eptesicus fuscus. Auffällig sind die Nebengipfel des Hüllkurvenspektrums bei ca. ±32 kHz (Bild 2.5d). Sie werden von den deutlichen Maxima im Lautspektrum (Bild 2.5b) hervorgerufen.

Dabei bestimmt die Frequenz des am weitesten von f=0 entfernten Maximums die Lage des Nebengipfels im Hüllkurvenspektrum. Je geringer die 20 dB-Bandbreite des Pulses ist, desto weniger ausgeprägt ist die "Feinstruktur" der Hüllkurve. Stark verrauschte Laute (Bild 2.5e) weisen keine Nebengipfel im Hüllkurvenspektrum auf (Bild 2.5h).

Zusammenfassung:
Die aus dem analytischen Signal berechneten Hüllkurven breitbandiger Signale können hohe Frequenzen enthalten, wenn im Lautspektrum bestimmte Frequenzbereiche dominieren. Dies führt zu Nebengipfeln im Hüllkurvenspektrum im Bereich einer bestimmten Frequenz, die als Feinstruktur in der Hüllkurve auftritt. Bei der technischen Implementierung geht diese Feinstruktur durch Tiefpaßfilterung verloren.

2.1.4 Phasenwinkel und Phasenfunktion

Verhaltensexperimente mit Fledermäusen (Simmons 1979) weisen darauf hin, daß ihr Echoprozessor bei der Entfernungsmessung "die Phase" (Altes 1981a) im Echo auswerten könnte. Damit ist der explizite Amplitudenverlauf gegenüber der Hüllkurve gemeint. Diese "kohärente" Informationsverarbeitung ist nicht zuletzt deswegen umstritten, weil phasenfeste Aktionspotentiale im Hörsystem bisher nur für Frequenzen unterhalb von 5 kHz beobachtet wurden.

Bei der Signalanalyse ist eine exakte Abgrenzung der Begriffe Phasenwinkel und Phasenfunktion erforderlich. Der Phasenwinkel φ_o gibt die relative Phasenlage zwischen einer Hüllkurve und einem eingeschriebenen Sinussignal an, bezieht sich also auf eine einzige Frequenz. φ_o beträgt Null, wenn der Beginn des Pulses mit dem positiven Nulldurchgang des Sinus zusammenfällt. Wird die Amplitude zuerst negativ, gilt $\varphi_o=\pi$.

Die Bedeutung des Phasenwinkels für den expliziten Amplitudenverlauf eines Signals offenbart sich bei der Überlagerung mehrerer Frequenzen. Eine Verzögerung um einen konstanten Phasenwinkel bewirkt bei jeder spektralen Komponente eine zum Kehrwert der Frequenz proportionale Zeitverzögerung (App. 7.9). Ein Phasenwinkel von π wirkt sich unabhängig von der spektralen Zusammensetzung einer Funktion als Invertierung des Amplitudenverlaufs aus. Bild 2.6 demonstriert anhand der Summe von zwei Sinusfunktionen, wie ein Phasenwinkel von $\varphi_o=2\pi/3$ eine rechteckförmige Amplitudenfunktion zu einer dreieckförmigen modifiziert.

Jedes Signal läßt sich mathematisch als Produkt aus einer Amplitudenmodulation und der Winkelfunktion einer Phasenfunktion $\varphi(t)$ beschreiben. Die zeitliche Änderung der Phasenfunktion ist proportional zur Momentanfrequenz $f_i(t)$ (App. 7.10). Nur in t nichtlineare Summanden in $\varphi(t)$ bewirken eine zeitliche Änderung von $f_i(t)$ und induzieren eine

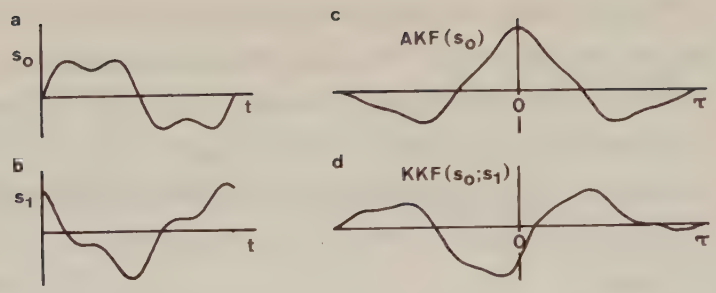


Bild 2.6: Harmonisch zusammengesetzte Signale s_o mit Phasenwinkel $\varphi_o=0$ (a) und s_1 mit $\varphi_1=2\pi/3$ (b). Autokorrelation (AKF(s_o)) von s_o (c) und Kreuzkorrelation (KKF(s_o;s_1)) von s_o mit s_1 (d) (vgl. Abschnitt 2.2).

höhere 20 dB-Bandbreite. Aus einem quadratischen Term ($\sim t^2$) folgt eine zeitlineare Frequenzmodulation (LFM). Eine logarithmische Phasenfunktion führt auf eine zeitlineare Variation der momentanen Periodenlänge $t_i(t)=1/f_i(t)$ (lineare Periodenmodulation, LPM). Konstante oder zeitlineare Summanden (Phasenwinkel bzw. $2\pi f_m t$) in der Phasenfunktion ändern die Momentanfrequenz nicht.

Die graphische Darstellung der Momentanfrequenz in Abhängigkeit von der Zeit wie in Bild 2.7 wird oft als Spektrogramm (Abschnitt 2.4) bezeichnet. Bei harmonisch aufgebauten Signalen würde die Berechnung nur eine Momentanfrequenz liefern, was im Widerspruch zur Anschauung steht.

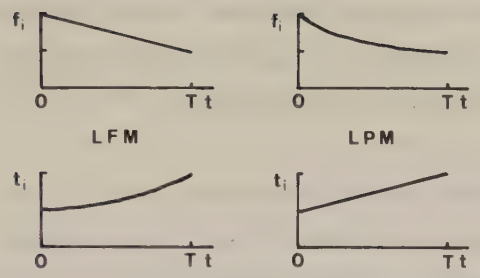


Bild 2.7: Momentanfrequenz f_i und Momentanperiode $t_i = 1/f_i$ für ein linear frequenzmoduliertes (LFM) und ein linear periodenmoduliertes Signal (LPM) der Dauer T.

Zusammenfassung:

Phasenwinkel können nur einer einzigen Frequenz zugeordnet werden. Bei einem aus mehreren Frequenzen zusammengesetzten Signal bestimmt die spektrale Phasenfunktion, d.h. die Phasenwinkel individueller Frequenzen, den Amplitudenverlauf. Aus der Phasenfunktion leitet sich die Momentanfrequenz eines Signals ab.

2.2 Korrelationsfunktion

In der Radar- und Sonartechnik erweisen sich solche Empfänger als besonders leistungsfähig, die das Eingangssignal mit einer zweiten Funktion kreuzkorrelieren, etwa das Echo mit dem gesendeten Puls oder die Echos an mehreren Empfängerba-

sen untereinander. Dabei mißt man die Ähnlichkeit zweier Funktionsverläufe in Abhängigkeit von ihrer zeitlichen Verschiebung τ gegeneinander oder bei der Kreuzkorrelation von Spektren von der Frequenzverschiebung ν.

Bei einer Autokorrelationsfunktion (AKF) sind die zu korrelierenden Funktionen identisch. Sie stimmen daher für die Zeitverschiebung Null am besten überein, und die Autokorrelation hat bei $\tau=0$ ein Maximum. Die Kreuzkorrelationsfunktion (KKF) vergleicht zwei beliebige Signale miteinander (App. 7.11). Nimmt die Kreuzkorrelation bei einem Wert $\tau>0$ einen Extremwert an, schließt man daraus, daß die um τ Zeiteinheiten verzögerte Funktion am besten mit der anderen übereinstimmen würde.

Im Fall der Korrelation zwischen Laut und Echo liefert τ die Signallaufzeit. Ist der Extremwert negativ, so gleichen sich die erste und die invertierte zweite Funktion bei τ am stärksten. Hier beträgt die relative Phasenverschiebung der beiden Signale π. Von 0 oder π unterschiedliche Phasenwinkel in einem der Signale verzerren die Form der KKF unter Umständen erheblich und verschieben auch das Maximum (vgl. Bild 2.6d).

Die Fouriertransformation der Autokorrelation führt auf das Energiedichtespektrum. Autokorrelation und Energiedichtespektrum stellen somit ein Paar mathematisch äquivalenter

Beschreibungen einer Funktion dar. Infolge der wie beim Energiedichtespektrum fehlenden Phasenfunktion ist daher die originalgetreue Rekonstruktion eines Signals aus der Autokorrelationsfunktion unmöglich. So gleichen sich z.B. die Autokorrelation bzw. das Spektrum für ein unendlich langes Rauschsignal und einen schmalen und extrem hohen δ-Puls, obwohl die unterschiedlichen Phasenbeziehungen der Frequenzen untereinander die Zeitverläufe beider Signale völlig verschieden gestalten.

In Abschnitt 2.1.2 hat sich herausgestellt, daß die relativ leicht zu ermittelnden Größen Mittenfrequenz und 20 dB-Bandbreite zur Abschätzung der anders definierten Bandbreiten herangezogen werden können. Diese sind auch in der Autokorrelation kodiert.

Die Halbwertsbreite t_z sei die Breite der Autokorrelation um das Maximum bei $\tau=0$ in Höhe der halben maximalen Amplitude (Bild 2.8). t_z ist etwa proportional zum Kehrwert der Mittenfrequenz,

$$t_z \cong 1/(3f_m) \cong 1/(3\beta_m),$$

da die halbe Maximalamplitude von $\cos(2\pi f_m t)$ bei $t=1/(6f_m)$ erreicht wird.

t_{HK} kennzeichnet die Halbwertsbreite der Einhüllenden der Autokorrelation, d.h. nach Verlust der Information über die Mittenfrequenz der Autokorrelation. t_{HK} wächst bei Schmal-

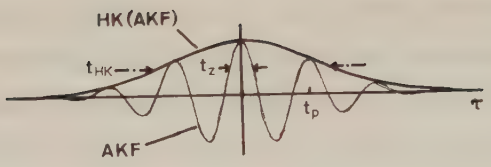


Bild 2.8: Autokorrelation AKF und Hüllkurve der Autokorrelation HK(AKF) in Abhängigkeit von der Zeitverschiebung τ. Halbwertsbreite t_z des zentralen Maximums, Halbwertsbreite t_{HK} von HK(AKF) und mittlere Periode t_p der AKF.

bandsignalen mit der Pulsdauer T an. Bei breitbandigen Signalen ist t_{HK} proportional zum Kehrwert der zentrierten mittleren Signalbandbreite, d.h. der 20 dB-Bandbreite der Signalhüllkurve bzw. der effektiven Bandbreite:

$$t_{HK,s} \propto T \qquad \text{Schmalband,}$$

$$t_{HK,b} \propto 1/B \propto 1/\beta_{zm} \propto 1/\beta_e \qquad \text{Breitband.}$$

Bei FM-Pulsen bewirken steilere Modulationen (z.B. von 60 auf 20 kHz) obendrein eine geringere Halbwertsbreite der Hüllkurve der Autokorrelation als zwei überlagerte flachere Komponenten (von 60 auf 40 und von 30 auf 20 kHz) bei gleicher Dauer.

Die mittlere Periode t_p bezeichnet den Abstand zweier dominierender relativer Autokorrelationsmaxima. t_p ist gewöhnlich ein Maß für die Mittenfrequenz:

$$t_p = 1/f_m.$$

Setzt sich ein Signal jedoch aus Obertönen eines Grundtons f_g zusammen, wobei diese Frequenz dann kleiner ist als die

Mittenfrequenz, kann dies den Abstand zweier Extrema entsprechend zu

$$t_p = 1/f_g$$

erhöhen. Bei FM-Pulsen mit Oberwellen ist für f_g die Mittenfrequenz der Fundamentalkomponente zu setzen.

Dies demonstriert die Diskussion von drei Signalen, die Fledermauslauten sehr ähnlich sind: eines CF-Pulses, eines aus drei Harmonischen zusammengesetzten CF-Signals und eines LFM-Pulses. Die Signale sind auf die Dauer T beschränkt, energienormiert und auf gleiche Weise "langsam" amplitudenmoduliert. Das Sinussignal (SIN) zeigt eine Schwingung, deren gesamte Energie sich auf die Frequenz f_o konzentriert. Die Energie in der Summe der drei harmonisch verknüpften Sinusfunktionen (HARM; 2. bis 4. Oberwelle von $f_g = f_o/4$) ist gleichmäßig auf diese Komponenten verteilt. Im frequenzmodulierten Signal (LFM) ändert sich die Frequenz linear mit der Zeit, und die Energie verteilt sich kontinuierlich.

Bild 2.9 zeigt die drei Amplitudenfunktionen, in Spektrogrammen die Frequenz-Zeit-Verläufe und in Energiedichtespektren die Verteilung der Gesamtenergie auf bestimmte Frequenzbereiche, darunter die Autokorrelationsfunktionen, die berechneten Hüllkurven der Signale und die der Autokorrelationen.

Die Halbwertsbreite t_z des zentralen Gipfels stimmt für alle

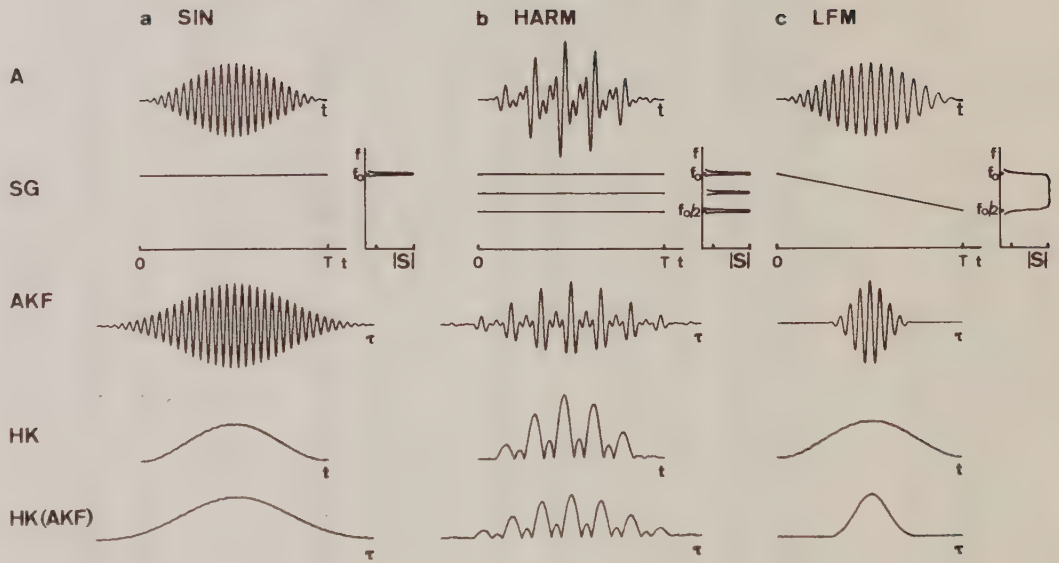


Bild 2.9: Amplitudenfunktion A, Spektrogramm SG und Spektrum |S|, Autokorrelation AKF, berechnete Hüllkurve HK sowie Hüllkurve der Autokorrelation HK(AKF) für drei Signale: einen CF-Puls (SIN) der Trägerfrequenz f_o (a), einen CF-Puls aus Harmonischen bei f_o, $3f_o/4$ und $f_o/2$ der Trägerfrequenz $f_o/4$ (HARM) und einen linear von f_o auf $f_o/2$ frequenzmodulierten Puls (LFM; c).

Autokorrelationsfunktionen annähernd überein, ist aber mit $1/(3f_o)$ am geringsten für SIN, das mit f_o die größte hier auftretende Frequenz als Mittenfrequenz hat.

Für HARM ist nur jedes vierte relative AKF-Extremum so stark ausgeprägt wie bei SIN. Maßgebend ist die Fundamentalfrequenz $f_g=f_o/4$, daher gibt $t_p=4/f_o$ die mittlere Periode der Autokorrelationsfunktion von HARM an. Aufgrund der Mittenfrequenz $f_m=3f_o/4$ liegen die Extrema bei der Autokorrelation von LFM mit $t_p=4/(3f_o)$ etwas weiter auseinander als für SIN mit $t_p=1/f_o$.

Die Halbwertsbreite der Hüllkurve, t_{HK}, beträgt bei LFM nur noch ein Drittel der beiden anderen Autokorrelationen. Dieser Effekt der Pulsverdichtung (Dicke 1953; Klauder et al. 1960), d.h. der zeitlichen Komprimierung der Autokorrelation gegenüber der Signaldauer, zeichnet alle frequenzmodulierten, breitbandigen Signale aus. In die Autokorrelation von FM-Pulsen geht mit der zeitlichen Änderung der Momentanfrequenz diese Art der "Phaseninformation" ein (nichtlineare Phasenfunktionen, vgl. Abschnitt 2.1.4). Würden die Hüllkurven von FM-Pulsen korreliert, träte keine Pulskompression ein. Eine Hüllkurvenbildung nach Korrelation bedeutet also nicht den "Verlust der Phase", sondern die Eliminierung der Mittenfrequenz und ihres Phasenwinkels relativ zu Hüllkurve der Autokorrelation.

Die errechneten Hüllkurven des HARM-Signals und seiner Autokorrelation weichen von der bei technischer Implementierung erwarteten Form ab. Die bei f_o, $3f_o/4$ und $f_o/2$ gelegenen Extrema des Signalspektrums bewirken in der Hüllkurve dominierende Beiträge bei $f_o/4$ und $f_o/2$.

Zusammenfassung:
Die Autokorrelationsfunktion schmalbandiger Signale weist viele etwa gleich hohe Extrema auf. Deren Anzahl läßt sich zwar durch die Überlagerung mit Oberwellen verringern, doch treten die verbleibenden Extrema noch im gesamten Bereich der Hüllkurve der Autokorrelation auf. Frequenzmodulierte Pulse besitzen gegenüber der Pulsdauer zeitlich komprimierte Autokorrelationen und somit nur wenige Nebengipfel.

Die Halbwertsbreite des zentralen Maximums einer Autokorrelation und der Abstand zum ersten Nebenmaximum sind umgekehrt proportional zur Mittenfrequenz des Signals. Die Halbwertsbreite der Hüllkurve der Autokorrelation wächst bei schmalbandigen Pulsen mit deren Dauer und sinkt bei breitbandigen Signalen stark mit dem Modulationsgrad ab.

2.3 Ambiguityfunktion

Lassen sich zwei Funktionen mit Hilfe der Kreuzkorrelation bzgl. ihres zeitlichen Auftretens vergleichen, so zeigt das

dreidimensionale Ambiguitydiagramm, wie stark sie bezüglich zweier Parameter differieren, hier Zeit und Relativgeschwindigkeit (für Zeit und Raumwinkel z.B. bei Altes (1978, 1979)). Stutt (1964) benutzt die Bezeichnung "zweidimensionale Autokorrelationsfunktion". Die Darstellung kombiniert eine Schar von Kreuzkorrelationen zwischen einer Funktion und ihren dopplerverzerrten Versionen (Echo(v)), wobei die Relativgeschwindigkeit v oder der daraus abgeleitete Dopplerfaktor s=2v/c als zweiter Parameter variiert (App. 7.12). Ein Schnitt parallel zur Zeitachse des Diagramms gibt an, wie gut Signal und Echo(v) bei einer bestimmten Zeitverschiebung t relativ zur wirklichen Laufzeit t_o (stets per Konvention zu Null gesetzt) übereinstimmen.

Die in der Radartechnik häufig eingesetzten Korrelationsempfänger (Abschnitt 3.2.3) richten ihre Entscheidung nach der Amplitude im Ambiguitydiagramm. Daher kann man aus diesem Schnitt im Ambiguitydiagramm die Leistung für ungestörte dopplerverzerrte Echos abschätzen. Wenn die Kreuzkorrelationen viele dicht beieinander liegende Maxima mit nahezu gleicher Amplitude aufweisen, treten Mehrdeutigkeiten auf, bei welchem t Signal und Echo am besten übereinstimmen. Darauf geht die Bezeichnung Ambiguityfunktion zurück.

Häufig betrachtet man die Hüllkurve der Ambiguityfunktion ("uncertainty function" nach Rihaczek 1969), meist bezeichnet man jedoch das Quadrat der Hüllkurve so. In beiden

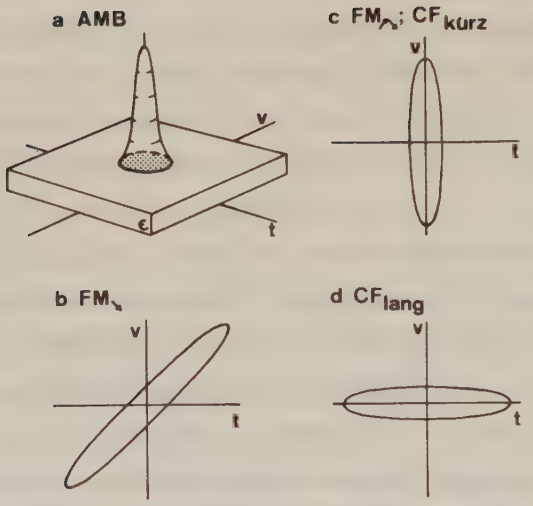


Bild 2.10: Ambiguitydiagramme. a: Wünschenswerte Form einer Ambiguityfunktion AMB(t,v) (nach Van Trees 1971). In b-d sind die (t,v)-Bereiche umrahmt, in denen die AMB einen bestimmten Schwellenwert ϵ übersteigt. b: Dopplersensitivität, keine Zeit-Doppler-Kopplung bei einem abwärtsmodulierten FM-Puls; c: Zeit-Doppler-Kopplung, Dopplertoleranz bei auf- und abwärtsmodulierten FM-Pulsen und kurzen CF-Pulsen; d: Dopplersensitivität, keine Zeit-Doppler-Kopplung bei langen CF-Pulsen.

Funktionen sind die Mittenfrequenz und deren Phasenwinkel relativ zur Hüllkurve eliminiert. "Ambiguities" werden daher weitgehend vermieden. Auch in diesem Bild noch auftretende Mehrdeutigkeiten (vgl. Bild 2.9b) lassen sich jedoch durch geeignet gewählte Signale (FM) reduzieren. Im folgenden soll unter Ambiguityfunktion die Funktion vor Hüllkurvenbildung verstanden werden, die Hüllkurve wird mit HK(AMB) abgekürzt.

Anhand von Ambiguitydiagrammen lassen sich einige Signaleigenschaften wie Dopplertoleranz bzw. Dopplersensitivität und Zeit-Doppler-Kopplung demonstrieren. Ein dopplertolerantes Signal (Rihaczek 1969) besitzt große Ähnlichkeit mit seiner bis zu einem gewissen Grad dopplerverzerrten Version, d.h. das Hüllkurvenmaximum der Kreuzkorrelation zwischen Puls und Echo sinkt für $v \neq 0$ nicht bedeutend unter das Hüllkurvenmaximum der Autokorrelation ($v=0$). Kurze CF-Pulse, vor allem aber FM-Signale gehören dieser Klasse an (Rihaczek 1969; Kroszczyński 1969; Altes and Titlebaum 1975). Sie bilden im AMB-Diagramm "Messerrücken" aus (Bild 2.10b, c). Neben den "Vorteilen" dopplertoleranter Detektion und Pulsverdichtung auf der Zeitachse können sich eine Zeitverschiebung durch die schräge Kante und mangelndes Frequenzauflösungsvermögen als "Nachteile" von FM-Pulsen erweisen.

Nicht dopplertolerante Signale nennt man dopplersensitiv. Ihre AMB-Struktur dehnt sich nur wenig auf der Frequenzachse aus (Bild 2.10d). Lange CF-Pulse zählen zu dieser Kategorie. Dopplersensitive Signale eignen sich besonders dazu, zwei Echos von Objekten mit unterschiedlicher Relativgeschwindigkeit aufzulösen.

Zeit-Doppler-Kopplung bezeichnet den bei FM-Signalen auftretenden Effekt einer Zeitverschiebung des Maximums bei einer Kreuzkorrelation zwischen Puls und Echo mit $v=0$. Dies bedeutet ein Kippen der Ambiguity-Kante wie in Bild 2.10b.

Auf- und abwärts modulierte Pulse reduzieren diese Schräglage (Bild 2.10c), und dopplerbedingte Fehlschätzungen von Laufzeiten ließen sich vermeiden. Mehrdeutigkeiten bei der v-Schätzung vermindern harmonisch aufgebaute LPM-Pulse (Altes and Skinner 1977).

Die Gegenüberstellung eines von 60 auf 30 kHz linear frequenzmodulierten Lautes und einer Kombination aus Modulationen von 60 auf 40 und von 40 auf 30 kHz spricht dem ersten Laut die höhere Dopplertoleranz zu, aber auch eine größere Zeit-Doppler-Kopplung. Für den ersten Laut treten bei wachsendem v verstärkt Mehrdeutigkeiten auf.

Dem Wunsch nach einer nagelförmigen Ambiguityfunktion für gleichzeitig genaue t- und v-Schätzung (Bild 2.10a) steht entgegen, daß das Volumen unter der AMB-Hüllkurve konstant ist (Van Trees 1971). Man kann annehmen, daß bei der Evolution des Echoortungssystems der Fledermäuse ein Selektionsdruck zu schmalen AMB-Diagrammen bestand. Zwar darf ein Echo nicht mit dem nächsten Laut überlappen (Schnitzler 1968, 1970a, 1970b), doch muß die Pulsfrequenz andererseits so hoch sein, daß die Ortsveränderung bewegter Objekte erfaßt werden kann. Gerade bei diesem "tracking" könnte Vorwissen in der Form "letzte Position des Objektes" sehr vorteilhaft bei breiten AMB-Strukturen eingesetzt werden. Eine Fledermaus könnte sich dann auf einen Ausschnitt des AMB-Diagramms beschränken.

Ambiguityfunktionen für Fledermauslaute sind z.B. von Cahlander (1964), Beuter (1976, 1980) sowie von Simmons und Stein (1980) beschrieben und von den letztgenannten Autoren durch Computer-synthetisierte typische Ortungspulse systematisch behandelt worden.

Bisher wurde mit der Schar der Kreuzkorrelationen zwischen einem Puls und seinen denkbaren Dopplerversionen die Autoambiguityfunktion diskutiert. Die Schar von Kreuzkorrelationsfunktionen eines Signals mit einer Reihe beliebiger Funktionen, z.B. mit (zeitlich gespiegelten) Impulsantworten einer Bank von Filtern, trägt die Bezeichnung Crossambiguityfunktion (App. 7.12).

Zusammenfassung:
Anhand von Ambiguitydiagrammen ordnet man Signalen bestimmte Attribute zu. Streng genommen gilt dies nur unter der Bedingung "Auswertung mit einem Kreuzkorrelator":

	CF		FM
	kurz	lang	
Dopplertolerante Detektion	geeignet	un-geeignet	geeignet
t -Schätzung	mäßig geeignet	un-geeignet	ja, aber Zeit-Doppler-Kopplung
v-Schätzung	un-geeignet	geeignet	ungeeignet

2.4 Spektrogramm

Wenn ein Komponist ein Musikstück zu Papier bringt, versucht er, die Frequenz und den Zeitpunkt von Tönen festzulegen. Horizontale Linien bedeuten gleiche Frequenz, vertikale Linien konstante Zeiten. Die spektrale Phasenfunktion gibt er nicht an, die vollständige Fouriertransformation mit Betrag und Phase würde ein unlesbares Bild liefern. Wie die Notenschrift soll ein Spektrogramm die Verteilung der Energie eines nichtstationären Signals auf Zeit- (T) und Frequenzfenster (B) veranschaulichen (Systemtheorie: Gabor 1946; Villé 1948; Sprachanalyse: Koenig et al. 1946).

Unterstellt man einem Signal für das kurze Zeitintervall T stationäres Verhalten, um eine Frequenzanalyse vornehmen zu können, gerät man in Konflikt mit dem Wunsch nach ausreichender Frequenzauflösung, die ihrerseits ein relativ großes T verlangt. Bei der Signalanalyse an einem Spektrographen läßt man die Zeitstücke daher überlappen, obwohl jedes "neue Echtzeitspektrum" dann nur einen Bruchteil an neuer Information birgt.

Die von einer willkürlichen T- oder B-Wahl unabhängige Ausgangsfunktion bei der Spektrogrammbildung ist die Zeit-Frequenz-Energie-Verteilung $e_{uu}(t,f)$ (App. 7.13), die die gesamte Information über ein Signal u(t) enthält (Rihaczek 1968). Allerdings ist e_{uu} eine stark oszillierende Funktion, und die negativen Werte müßten als negative Energiedichten interpretiert werden. Für sinnvolle Aussagen nimmt man daher in der technischen Realisierung der Darstellung von e_{uu} eine Glättung vor. Sie führt auf das reellwertige Spektrogramm $S_{uv}(t,f)$ (App. 7.13), auch Kurzzeitspektralgeschichte genannt (Ackroyd 1970, 1971). Die Indizes u und v stehen für das Signal rspt. die Übertragungscharakteristik der analysierenden Filterbank. Die Übertragungseigenschaften der benutzten Apparatur können die Spektrogrammstruktur individuell prägen.

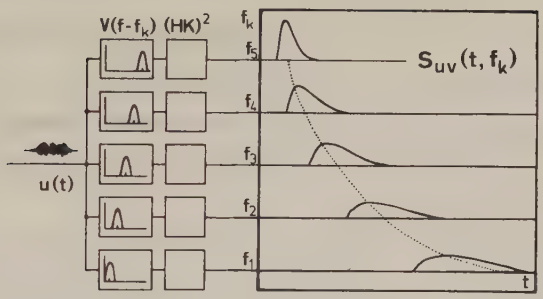
Die Erzeugung von Spektrogrammen kann auf zwei Wegen erfolgen (Bild 2.11):

1. Das Signal passiert eine Bank von Bandpaßfiltern mit Obertragungsfunktionen $V_k(f)$ mit konstant breitem Durchlaß B bei unterschiedlichen Frequenzen: $V_k(f)=V(f-f_k)$. B bezeichnet den Frequenzbereich, für den das Filter Signalenergie um weniger als z.B. 10 dB im Vergleich zum "besten Durchlaß" abschwächt. Von den Filterausgängen sind die Quadrate der Hüllkurven zu bilden, um für Spektrogramme übliche positive Werte für die zeitliche Änderung der Energie in diesem Filter zu erhalten (Bild 2.11a).

2. In einem zweiten Verfahren zur Spektrogramm-Erzeugung wird das Signal gleichzeitig mit gegeneinander verschobenen Zeitfensterfunktionen $w_k(t)=w(t-t_k)$ multipliziert. Von diesem Produkt sind jeweils die Fouriertransformierte und das Betragsquadrat zu bilden (Bild 2.11b).

Falls das zeitlich gespiegelte Zeitfenster mit der Impulsantwort des Frequenzfenster-Filters übereinstimmt, führen beide Methoden zu dem gleichen Ergebnis (Ackroyd 1971). Die Amplitudenverläufe an der Filterbank repräsentieren nach Hüllkurven- und Quadratbildung Spektrogrammprofile $S_{uv}(t_k,f)$ parallel zur Zeitachse, $S_{uw}(t,f_k)$, während die Zeitfenster in der Zeit diskrete Schnitte in Richtung der Frequenzachse produzieren.

a FREQUENZFENSTER



b ZEITFENSTER

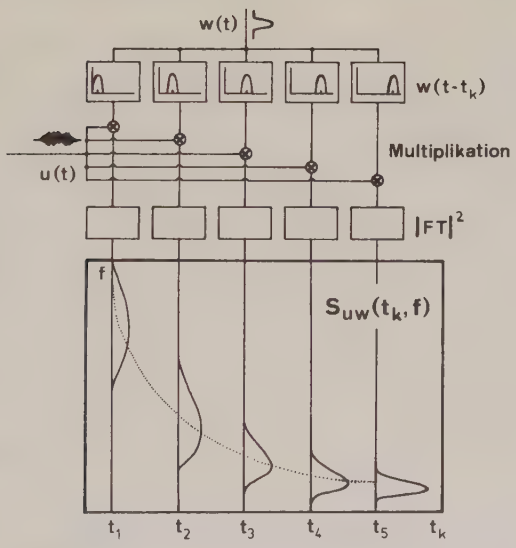


Bild 2.11: Spektrogramm des Signals u(t), gebildet mit Frequenzfenstern $V(f-f_k)$ (a) und mit Zeitfenstern $w(t-t_k)$ (b). HK: Hüllkurvenbildung. $|FT|^2$: Betragsquadrat der Fouriertransformierten.

Aus der Äquivalenz des Spektrogramms S_{uv} mit dem Betragsquadrat der Crossambiguityfunktion (App. 7.12) folgt für den speziellen Fall u=v die Ähnlichkeit der Filterbankantwort mit der Autoambiguityfunktion des Signals. Die Filterbank stellt also einen Replikenkorrelator dar. Einen Kreuzkorrelator für LFM-Pulse implementiert eine Bank aus Bandpässen (Cook and Bernfeld 1967).

Das Wissen um frequenzabhängige Antwortcharakteristika in Haarsinneszellen und primären akustischen Neuronen gibt Anlaß zu Oberlegungen zu der Frage, welche der beiden Methoden im Hörsystem realisiert sein könnte. Bei der letztgenannten Methode ist zu bedenken, daß eine Fouriertransformation nach der Multiplikation mit dem Zeitfenster einer Frequenzfensteranalyse gleichkommt, d.h. im praktischen Fall die Obertragungsfunktionen der neuronalen Filter eine weitere Verzerrung von e_{uu} bewirken, etwa $S_{uwx}(t_k, f_{k'})$, nun diskret in Zeit (durch $w_k(t)$) und Frequenz ($V_{k'}(f)$). Dieses Verfahren der Bandpaßfilterung überlappender Zeitstücke ist von Echtzeitspektrographen bekannt, die vertikale Profile parallel zur Frequenzachse zu den Zeitpunkten t_k liefern.

Relativ unverfälschte Signalinformation kann man aus S_{uv} auf zwei Wegen zurückgewinnen:

1. als genähertes e_{uu} durch eine zweidimensionale Faltung mit einer für die Filterbank charakteristi-

schen Funktion ($e^{*}_{vv}(-t,f)$, Altes 1980a (A17)), wenn die quadrierte Ambiguityfunktion der Filter einem zweidimensionalen δ-Puls sehr ähnlich ist (das gilt z.B. für unsymmetrische Filter mit lang anhaltenden Antworten und/oder nichtlinearen Phasenfunktionen), oder

2. als Autoambiguityfunktion durch Entfaltung, d.h. zweidimensionale Fouriertransformation des Spektrogramms und Division durch die Autoambiguityfunktion der Filtercharakteristik (Altes 1980a (A13)).

Bei der Angabe von Abtastraten für S_{uv} in Zeit und Frequenz ist der Fehler aufgrund der Annahme zu berücksichtigen, daß die Filterfunktion sowohl zeitlich als auch in der Frequenz begrenzt sei. Man kann als Frequenzfenster B die Breite von V(f) 10 dB unter dem besten Durchlaß definieren (in Anlehnung an die Definition der Q-10dB-Werte von Neuronen und in Einklang mit der 20 dB-Bandbreite des Energiedichtespektrums) und in ähnlicher Weise das Zeitfenster T definieren. Der Abstand zwischen den Bestfrequenzen f_k der Filter darf dann $1/(2T)$ nicht überschreiten (Altes 1980a (B2)). Wenn das Spektrogramm zu e_{uu} (Faltung mit e_{vv}) oder zum Betragsquadrat der Autoambiguityfunktion (Entfaltung, s.o.) weiter verarbeitet werden soll, ist unter Umständen eine höhere Abtastrate erforderlich: $\Delta f_k = 1/(2 \max(T_u, T))$ (Altes 1980a (B3)). Für lange Signale, also $T_u \gg T$, folgt dann mit

$\Delta f_k = 1/(2T_u) \ll 1/(2T) = B/2$ ein bedeutender Oberlapp der Filter-Obertragungsfunktionen $V(f-f_k)$. Entgegen der intuitiven Auffassung "Filter-Oberlapp gleich schlechte Frequenzauflösung" ginge ein Oberlapp neuronaler Tuning-Kurven also als Forderung aus der Abtastrate für Spektrogramme hervor.

Zusammenfassung:
Die praktische Darstellung der Zeit-Frequenz-Energie-Verteilung $e_{uu}(t,f)$ eines Signals führt zu einer geräteabhängigen Modifikation von e_{uu} und damit zum Spektrogramm $S_{uv}(t,f)$. Bei der Implementierung mit Hilfe einer Filterbank beschreibt $V(f-f_k)$ die Obertragungsfunktion der Bandpässe. S_{uv} erscheint kontinuierlich in der Zeit, aber diskret im Frequenzbereich: $S_{uv}(t,f_k)$. Bei Zeitfensterbildung mit anschließender Fouriertransformation werden zu diskreten Zeiten $t_{k'}$ Betragsquadrate des Fourierspektrums erzeugt: $S_{uw}(t_{k'},f)$.

2.5 Rauschen

Geräusche aus der Umgebung und bei der Signalverarbeitung vorkommende interne Störungen beeinträchtigen die Leistungsfähigkeit eines Sonarprozessors. Um den Einfluß von Rauschen abschätzen zu können, obwohl der Amplitudenverlauf rein zufällig und nicht vorhersagbar ist (Bild 2.12a), benutzt man zur Deskription die Parameter Amplitudendichte-

funktion und das Leistungsdichtespektrum (LDS, App. 7.14).

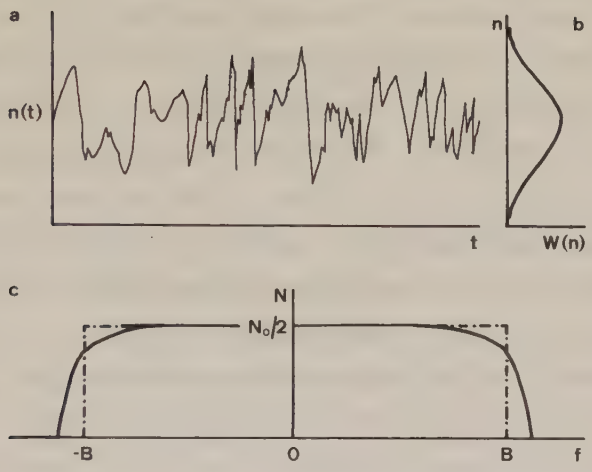


Bild 2.12: Bandbegrenztes Gaußsches weißes Rauschen. a: Amplitudenverlauf n(t), b: Amplitudendichtefunktion W(n), c: Leistungsdichtespektrum N.

Die Amplitudendichtefunktion gibt an, mit welcher Wahrscheinlichkeit eine bestimmte Amplitude auftritt. Die Mehrzahl natürlicher Rauschquellen (z.B. Widerstandsrauschen) ähneln darin einer Gaußverteilung, die die Amplituden auf ein endliches, zum Mittelwert symmetrisches Intervall begrenzt (Bild 2.12b).

Als "weiß" bezeichnetes Rauschen zeigt ein bis zur Maximalfrequenz konstantes Leistungsdichtespektrum. Diese Limitierung des Spektralbereichs ist technisch begründet. Da bei

unendlich langem Rauschen auf jedes Frequenzintervall zwischen f_o und f_o+1Hz unendlich viel Energie entfiele, erfolgt hier die Angabe der Leistung bezogen auf 1 Hz in Abhängigkeit von f_o. Es wird also gemessen, wieviel der Störenergie im Durchschnitt in einer Sekunde auf Frequenzen zwischen f_o und f_o+1Hz fällt. Die Einheit ist Ws/(s·Hz)=Ws.

Das Leistungsdichtespektrum realer Signale wird aus technischen Gründen bei der oberen Frequenz nicht abrupt auf Null fallen, wie die durchgezogene Linie in Bild 2.12c andeutet. Für praktische Abschätzungen approximiert man das Leistungsdichtespektrum durch ein flächengleiches Rechteck der Höhe $N_o/2$ für Frequenzen zwischen -B und B bzw. der Höhe N_o für nur positive Frequenzen kleiner B.

Obwohl ein Rauschvorgang unendlich andauert, nimmt seine spektrale Leistungsdichte einen endlichen Wert an. Daher kann man die endliche Energie E (App. 7.2) eines zeitbegrenzten Signals im Signal/Rausch-Verhältnis (signal to noise ratio, SNR) $\sqrt{2E/N_o}$ in Relation zur Leistungsdichte setzen. Das SNR wird oft in logarithmischen Einheiten angegeben:

$$SNR = 10 \log_{10} (2E/N_o) \text{ dB}.$$

Während in Verhaltensexperimenten mit Fledermäusen das Signal/Rausch-Verhältnis durch lauteres Schreien und Verlängerung der Pulse (Simmons et al. 1975), d.h. durch die Erhöhung der Signalenergie, etwa konstant zu halten wäre, gilt dies nicht für Störechos von Objekten aus der nahen Umgebung

eines interessanten Ziels. Hier definiert der Quotient aus der Energie E des Echos des angepeilten Objektes und der endlichen Energie E_s der Störechos das Signal/Interferenz-Verhältnis (signal to interference ratio, SIR):

$$SIR = 10 \log_{10} (E/E_s) \text{ dB}.$$

Als internes Rauschen bei der Signalverarbeitung treten der Zeitjitter von Aktionspotentialen (vgl. Goldstein and Srulovicz 1977), die Oberlagerung von zeit- (und vielleicht Lautenergie-) abhängiger Spontanaktivität von Neuronen oder Eingänge benachbarter Regionen in Erscheinung.

Zusammenfassung:

Die Amplitudenverteilung von Zufallssignalen umschreibt man mit Hilfe der Häufigkeitsverteilung der Amplituden. Häufig kommen Gaußsche Verteilungen vor. Die spektrale Leistungsdichte $N_o/2$ gibt die "Stärke" dieses Signals mit seiner unendlich hohen Energie an. Spektren mit konstanter Leistungsdichte erhalten das Attribut "weiß".

Das Verhältnis der Energie E eines Pulses zu $N_o/2$ bestimmt das Signal/Rausch-Verhältnis SNR. Das Signal/Interferenz-Verhältnis SIR aus E/E_s liefert ein Maß für die Beeinträchtigung durch nicht-stochastische Störsignale der Energie E_s, z.B. überlagerte Echos von anderen Objekten.

3. Empfänger

3.1 Anforderungen

3.1.1 Klassische Ortungsaufgaben

Die klassische Einteilung der Aufgaben eines Radarempfängers berücksichtigt die vier Qualitäten Detektion, Schätzung, Ausschluß von Mehrdeutigkeiten und Auflösung.

Eine glaubwürdige Detektion fordert vom Empfänger bei der Frage "Befindet sich ein interessantes Objekt in der Nähe?" eine ja/nein-Entscheidung, unabhängig von

1. einer Verzerrung des gesendeten Signals durch Dopplereffekte oder andere spezifische Reflektoreigenschaften,
2. Geräuschen aus der Umgebung,
3. Störechos uninteressanter Reflektoren,
4. internem Rauschen während der Informationsverarbeitung.

Die Streuung der gestörten Meßwerte um den tatsächlichen Wert ("lokaler" Fehler) stellt ein Maß für die erreichbare Genauigkeit bei der Parameterschätzung dar.

Sind bei einer einzelnen Schätzung Werte aus mehreren getrennt liegenden Bereichen etwa gleich wahrscheinlich, treten Mehrdeutigkeiten ("globale" Fehler) auf.

Das Auflösungsvermögen bezeichnet die Trennbarkeit zweier oder mehrerer sich bezüglich eines Parameters wenig unterscheidender Objekte und bildet die Voraussetzung für individuelle Schätzungen.

3.1.2 Aufgaben biologischer Systeme

Empfängermodelle für das Gehör echoortender Tiere dürfen nicht separat unter den vier genannten Aspekten beurteilt werden, da sich diese Anforderungen gleichzeitig stellen, gegenseitig bedingen oder ersetzen können.

Beispiel 1: Detektion statt Schätzung
Die Schätzung der Relativgeschwindigkeit v soll an einer Bank von neuronalen Filtern erfolgen, die auf unterschiedliche Werte v_i abgestimmt sind. Am Ausgang jedes Filters wird eine Detektion, d.h. eine ja/nein-Entscheidung vorgenommen, ob das Echo Energie bei der v_i entsprechenden Frequenz enthielt. Schätzung bedeutet hier das Ergebnis einer Reihe einzelner Detektionen.

Beispiel 2: Detektion mit Auflösung

Sind einem interessanten Echo außer dem Umgebungsrauschen (ambient noise) auch Störechos (clutter, reverberation) überlagert, muß sich ein Empfängersystem für eine von drei Hypothesen entscheiden:

H1: Echo und Störechos im Rauschen,

H2: nur Störechos im Rauschen,

H3: nur Rauschen,

D.h. es muß ein interessantes Objekt vom Hintergrund differenzieren können. Die klassische Detektion dagegen kennt nur die Alternative "Echo im Rauschen" oder "nur Rauschen".

3.1.3 Optimalität

Biologische Systeme werden häufig mit optimalen Empfängern verglichen (Schief et al. 1971; von Seelen and Reinig 1972). Ein optimaler Empfänger erbringt in einer Ortungssituation, bei der die Randbedingungen und die zu bearbeitende Fragestellung genau definiert sind, die bestmögliche Leistung. Ein Empfänger, der weiß, daß sich sein Objekt nicht bewegt, wird daher anders aufgebaut sein, als ein System, das z.B. Zeit-Doppler-Kopplung beachten muß. Der Optimalempfänger schlechthin existiert also nicht!

Es ist zu vermuten, daß in biologischen Systemen mehrere Empfängertypen für die Erfüllung verschiedener Ortungsaufga-

ben (Schätzung der Entfernung oder der Geschwindigkeit, Analyse von Oberflächen) getrennt vorhanden sind. Darüber hinaus könnten zwei unterschiedliche Teilsysteme ineinandergreifend an der gleichen Fragestellung arbeiten. So würde etwa eine Empfängerstruktur aus dem Zeitverlauf der Echos große Entfernungen ermitteln, während eine andere Komponente kleine Laufzeiten oder Laufzeitdifferenzen aus dem Spektrum der Echos abliest (vgl. Johnson and Titlebaum 1976; Beuter 1980).

Das theoretisch ermittelte Grenzleistungsvermögen eines optimalen Empfängers ist stets abhängig vom Signal/Rausch-Verhältnis. In der Literatur wird als Maß

$$d' = \sqrt{2E/N_o}$$

verwendet (vgl. Abschnitt 4.2). Biologische Systeme können dieses Grenzleistungsvermögen im günstigsten Fall erreichen, nie jedoch übertreffen.

Vergleiche zwischen biologischen und optimalen Empfängern erweisen sich nur dann als sinnvoll, wenn im Experiment die Leistungsdichte des Rauschens bekannt ist. In den meisten Fällen werden eine konstante Leistungsdichte ($N_o/2$; "weißes" Rauschen) und eine Gaußsche Verteilung der Amplitudendichte angenommen. In der natürlichen Ortungssituation besteht die Störung jedoch in Echos aus der Umgebung des angepeilten Objektes. Diese Störechos haben im zeitlichen Mittel nicht nur das gleiche Spektrum wie der gesendete

Laut, sondern auch einen ähnlichen Frequenz-Zeit-Verlauf. Die tatsächliche Leistung eines optimalen Empfängers weicht in solchen Situationen stark von der für Gaußsches Rauschen vorhergesagten ab. Dann ist ein Empfänger optimal, in dessen Signal am Filterausgang das Signal/Interferenz-Verhältnis (vgl. Abschnitt 2.5) maximiert wird (Altes 1971). Ein solcher Empfänger (z.B. Urkowitz 1953) reagiert jedoch wieder sehr empfindlich auf eine Änderung der angenommenen Reflektoreigenschaften (Rihaczek 1969). Aufgrund der unterschiedlichen Randbedingungen können die für eine Reihe von Systemen vorliegenden Empfängercharakteristiken (Van Trees 1968) also lediglich als Anhaltspunkte für Relativvergleiche dienen, hier bezogen auf die Eignung von Modellen zur genauen Laufzeitschätzung.

3.2 Modelle

Die vorgestellten Modelle werden unter zwei Gesichtspunkten betrachtet: der a priori-Information über den ausgesendeten Laut zum Zeitpunkt des Echoempfangs und dem Kohärenzgrad des Empfängers.

Die a priori-Information über den Amplitudenverlauf des gesendeten Lautes variiert von "genau bekannt" über "Zeitpunkte verschiedener Frequenzabschnitte bekannt" oder "Hüllkurve bekannt" bis hin zu "unbekannt". Damit kann untersucht wer-

den, wie stark das Zusammenspiel von Ortungssignal und Empfängerstruktur das Leistungsvermögen eines Systems bestimmt und/oder ob eine Anpassung an eine hohe Variabilität der gesendeten Laute zugelassen ist.

Der "kohärente" und der "semikohärente" Empfänger nehmen den genauen Amplitudenverlauf des Echos wahr, also auch die spektrale Phasenfunktion. Beim semikohärenten Empfänger schließt sich an die kohärente Signalverarbeitung eine Hüllkurvenbildung an. Ein System, das bereits mit einer Hüllkurvenbildung beginnt und dabei die Information über die Phasenlage der Frequenzkomponenten zueinander eliminiert, ist ein "nicht kohärenter" Empfänger. Bei der aus der analytischen Funktion berechneten Hüllkurve (vgl. Abschnitt 2.1.3) sind keine willkürlich wählbaren Größen wie etwa Integrationszeiten von Tiefpaßfiltern impliziert.

Die nachstehende Tabelle liefert eine Obersicht über die diskutierten Empfangsprinzipien. Ihre Auswahl soll begründet, die Funktionsweise erläutert und kritische Punkte aufgezeigt werden.

Die meisten der für diese Arbeit wichtigen Experimente zur Entfernungsschätzung wurden mit Eptesicus fuscus durchgeführt (Simmons 1973, 1979). Daher bilden Eptesicuslaute auch die Eingangssignale bei den Simulationen. Von etwa 400 Lauten wurden hier zwei ausgewählt, deren Autokorrelations-

		KOHÄRENZGRAD		
		inkohärent	semikohärent	kohärent
A PRIORI-INFORMATION über LAUT-	Laut völlig unbekannt	Hüllkurvenempfänger HK 3.2.1 Hüllkurvenempfänger mit Tiefpaß HKT 3.2.1		
		Hüllkurvenempfänger m. Tiefpaß und Schwelle HKTS 3.2.2		
		Leistungsempfänger LE 3.2.3		
	Hüllkurve des Lautes bekannt	inkohärenter Hüllkurvenkorrelator KHK_i 3.2.4.4		kohärenter Hüllkurvenkorrelator KHK_k 3.2.4.3
	jedes Filter kennt Zeitpunkt "seiner" Frequenz im Laut		Filterbank FB 3.2.5	
	Laut genau bekannt		semikohärenter Korrelator KK_s 3.2.4.2	kohärenter Korrelator KK_k 3.2.4.1

Tabelle 3.1: Einordnung der Modelle nach der verfügbaren a priori-Information über den gesendeten Laut und den Grad der Kohärenz. Die Numerierung entspricht den den Modellen gewidmeten Abschnitten.

funktion größte Ähnlichkeit mit der in der Arbeit von Simmons (1979) abgebildeten aufwies. Die Laute sind frequenzmoduliert von 50 bis 30 kHz mit einer Oberwelle von 100 bis 60 kHz (vgl. Bild 3.13).

Der Startzeitpunkt für eine "neuronale Stoppuhr" sei jedem Empfängertyp genau bekannt. Um einen systematischen Fehler bei der Lautzeitmessung zu vermeiden, wird dabei vorausgesetzt, daß jedes Modell diesen Nullpunkt aus dem gesendeten Laut nach der gleichen Methode ermittelt wie später die Laufzeit aus dem Echo. Als Laufzeit benutzt eine dem Empfängerfilter nachgeschaltete Instanz den Zeitpunkt des Maximums des Ausgangssignals. Allein bei einem Modell wurde der Zeitpunkt beim Erreichen der halben Maximalamplitude der tiefpaßgefilterten Hüllkurve gewählt. Bei der Filterbank beginnt die Zeitmessung an einem einzelnen Filter, wenn die jeweilige Antwort auf den emittierten Puls ihr Maximum annimmt (Bild 3.13).

3.2.1 Hüllkurvenempfänger

Frei von speziellen Annahmen bezüglich der Obertragungseigenschaften des neuronalen Systems wäre ein Hüllkurvenempfänger, der die Laufzeit aus dem Zeitpunkt des Maximums der Hüllkurve schätzt. Bild 3.1 zeigt Ausgangssignale für verschiedene Signal/Rausch-Verhältnisse. Die auffällig hoch-

frequenten Oszillationen lassen sich aus dem in Bild 2.5d dargestellten Hüllkurvenspektrum mit Seitenbändern bei ±32 kHz erklären.

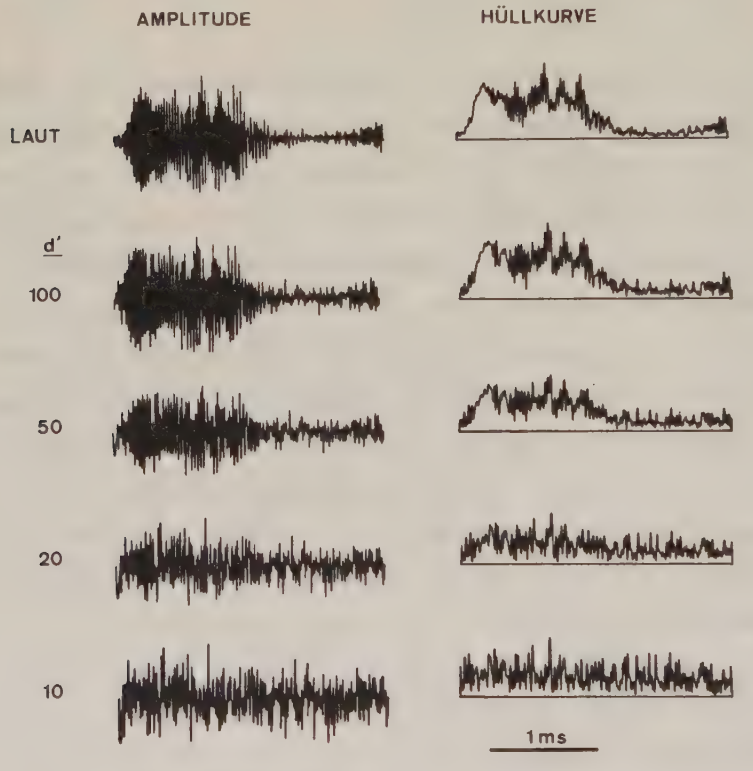


Bild 3.1: Amplitudenverlauf und Hüllkurve für einen bei hohem Signal/Rausch-Verhältnis im Labor aufgenommenen Eptesicus-Laut und bei unterschiedlichen Signal/Rausch-Verhältnissen d'.

In einzelnen Neuronen des Hörnervs hat man bei Reizfrequen-

zen über 5 kHz bisher keine Phasenkopplung der Aktionspotentiale beobachtet (Anderson et al. 1971 (Affe); Allen 1983 (Katze)). In einer zweiten Version des Hüllkurvenempfängers wurden daher die berechneten Hüllkurven durch einen digitalen Tiefpaß erster Ordnung (5 kHz; Rabiner and Gold 1975; vgl. App. 7.15) gefiltert. Rechnerisch bedeutet dies die Wichtung der einem bestimmten Zeitpunkt vorausgehenden Hüllkurvenamplituden mit einer "Gedächtnisfunktion" wie in Bild 3.3 und anschließende Integration. Je größer die Zeitkonstante T37, desto stärker ist die Glättung der Signale. Bild 3.2 zeigt tiefpaßgefilterte Hüllkurven und ihre Spektren für verschiedene Grenzfrequenzen $f_g = 1/T37$ und Signal/Rausch-Verhältnisse.

3.2.2 Hüllkurvenempfänger mit Schwelle

Die Gewinnung des Schätzwertes aus dem Maximum der Empfängerantwort eignet sich weniger gut zur Laufzeitmessung bei Lauten mit flacher Hüllkurve und mehreren gleich hohen Extremwerten. Die Streuung der Laufzeitschätzungen wird sicherlich geringer sein, wenn man z.B. den Zeitpunkt der größten Steigung der Hüllkurve als Kriterium zugrunde legt. Dies war ein Argument für die Konzeption eines Empfängersystems, in dem die Hüllkurve des Echos berechnet und mit 5 kHz tiefpaßgefiltert (s.o.) wurde. Der Laufzeitschätzwert

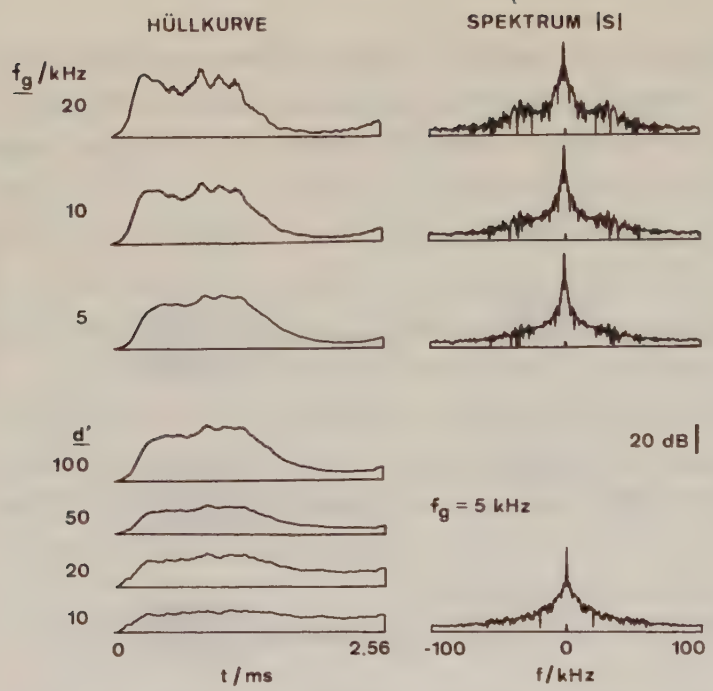


Bild 3.2: Geglättete Hüllkurven des aufgenommenen Eptesicus-Lautes und deren Spektren |S| für Tiefpässe mit Grenzfrequenzen f_g und für f_g=5 kHz bei unterschiedlichen Signal/Rauschverhältnissen d'.

war hier der Zeitpunkt, zu dem die geglättete Hüllkurve die halbe Maximalamplitude überschritt.

3.2.3 Leistungsempfänger

In der Radartechnik wird zur Detektion von Objekten ein Energiedetektor herangezogen, wenn jegliche Information über das eintreffende Signal fehlt (Urkowitz 1953, 1967). Streng genommen handelt es sich dabei um einen Leistungsdetektor,

da die Signalenergie bezogen auf den unmittelbar vorausgehenden Zeitraum T gemessen wird (App. 7.15). Im Unterschied zu einem technischen System, das die Amplitudenwerte (Echo plus Rauschen) der letzten T Zeiteinheiten speichert, wurde die Vergangenheit (genauer: die quadrierte Amplitudenfunktion, eine Art "Vorstufe der berechneten Hüllkurve") hier mit der in Bild 3.3 gezeigten Funktion gewichtet. Mit der Interpretation eines Gedächtnisses wird damit ein biologisches System simuliert, dessen Erinnerungsvermögen verblaßt. Für Werte, die eine charakteristische Zeit T37 zurückliegen, beträgt es nur noch 37%. Bild 3.4 zeigt die Antworten eines solchen Leistungsempfängers für verschiedene Integrationszeiten.

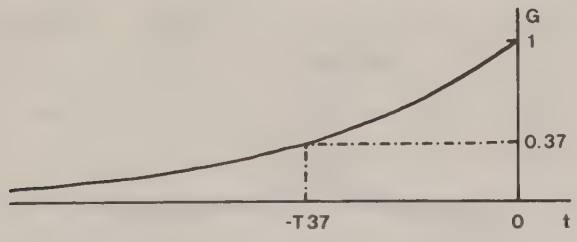


Bild 3.3: "Gedächtnisfunktion" G zur Wichtung des quadrierten Eingangssignals beim Leistungsempfänger. T37 Millisekunden zurückliegende Amplituden sind auf 37% reduziert.

Für T37=1ms demonstriert Bild 3.5 die Tiefpaßwirkung auf das Energiedichtespektrum des nicht zusätzlich gestörten Lautes von Bild 3.1. Energiebeiträge zu Frequenzen oberhalb von 5 kHz sind bereits mehr als 40 dB gegenüber dem Maximalwert abgeschwächt, mithin auch die 32 kHz-Seitenbänder um weitere

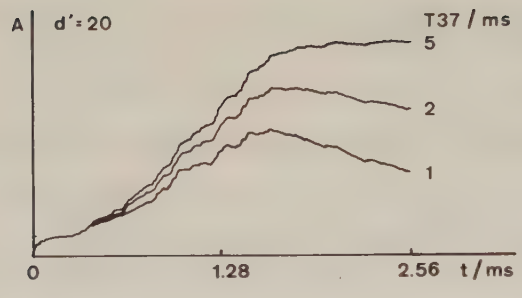


Bild 3.4: Amplitude A der Ausgangssignale des Leistungsempfängers für unterschiedliches Erinnerungsvermögen T37 von 1, 2 und 5 Millisekunden bei einem festen Signal/Rausch-Verhältnis von d'=20.

30 dB gegenüber Hüllkurvenbildung (vgl. Bild 2.5d).

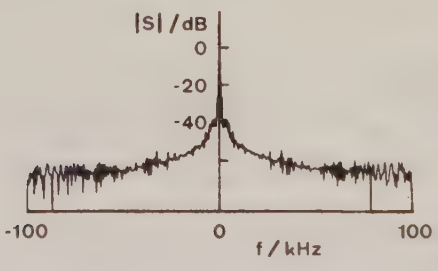


Bild 3.5: Spektrum|S| des Ausgangssignals des Leistungsempfängers für den aufgenommenen Laut aus Bild 3.1 (quadriert) als Eingangssignal für T37=1ms.

Bild 3.6 zeigt abschließend, wie die Ausgangssignale mit steigendem Signal/Rausch-Verhältnis zunehmend glatter werden.

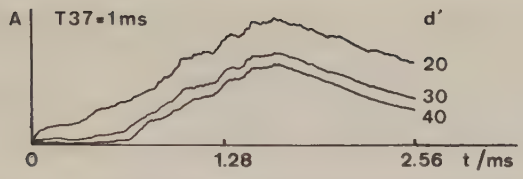


Bild 3.6: Amplitude A der Ausgangssignale des Leistungsempfängers für unterschiedliche Signal/Rausch-Verhältnisse (d'=20, 30, 40) bei einem Erinnerungsvermögen von T37=1ms.

3.2.4 Korrelationsempfänger

Strother wies 1961 darauf hin, daß Signale, die Fledermauslauten sehr ähnlich sind, in Radarsystemen zur Pulsverdichtung genutzt werden. Eine solche zeitliche Komprimierung der Funktion am Filterausgang gegenüber dem empfangenen Signal tritt bei der Korrelation von frequenzmodulierten Pulsen auf (Abschnitt 2.2). Geht man davon aus, daß sich bei Fledermäusen derartige Lauttypen unter Selektionsdruck evolviert haben, legt dies die Vermutung nahe, daß die theoretisch möglichen Vorteile tatsächlich genutzt werden. Die "Optimalfilterhypothese" stand daher lange Zeit im Mittelpunkt systemtheoretischer Untersuchungen (Strother 1967; Glaser 1971, 1974; Beuter 1976, 1980; Simmons 1973, 1979). Ein kohärenter Korrelator bildet den Grundbaustein eines optimal zur Laufzeitschätzung geeigneten Empfängers, wenn (Burdic 1968)

1. dem Echo Gaußsches weißes Rauschen überlagert ist,

2. die Laufzeit der Zeitverschiebung entspricht, für die die mittlere quadratische Abweichung zwischen Signal und Echo minimal wird,

3. das Echo gegenüber dem Signal höchstens eine zur Frequenz proportionale Phasenverzerrung erfährt (die einer Zeitverzögerung entspricht), aber keine konstante Phasenverschiebung.

Sollte im Echo doch ein konstanter Phasenwinkel (gleich wahrscheinlich zwischen 0 und 2π) auftreten, wäre das Maximum relativ zur Hüllkurve verschoben (vgl. Bild 2.6). Dies ergibt jedoch eine Fehlschätzung (bias; Phasenwinkel als "nuisance parameter"). Das optimale Empfangssystem ist dann ein semikohärenter Korrelator ("partially coherent" nach Van Trees (1968, S. 343)). Er sucht das Maximum der Hüllkurve der Kreuzkorrelation.

In Anbetracht der hohen Lautvariabilität bei einzelnen Fledermausarten (z.B. Tadarida brasiliensis: Simmons and Stein 1980; Myotis, Eptesicus, Lasiurus: Webster and Brazier 1968) würde ein Ortungssystem erst dann effizient arbeiten, wenn es sich nach dem Prinzip der Efferenzkopie den aktuell gesendeten Lautverlauf merkt und das Echo mit ihm kreuzkorreliert. Für eine "neuronale Kreuzkorrelation" könnte man ein neuronal fest verdrahtetes Lautmuster oder

sogar eine ganze Reihe auf bestimmte Parameter (z.B. die Relativgeschwindigkeit) abgestimmter Vergleichslaute postulieren. Mit v als Variabler wären die Detektions- und Schätzleistungen eines solchen "Repliken-Korrelators" (Floyd 1980; Knight et al. 1981) aus dem Ambiguitydiagramm zu entnehmen. Es erscheint allerdings fraglich, ob Fledermäuse den genauen Amplitudenverlauf des gesendeten Pulses speichern können oder sich der Frequenzanalyse auf der Ebene der Cochlea eine kohärente Signalverarbeitung ab dem Hörnerv anschließt.

Die nachstehend aufgeführten Korrelatormodelle korrelieren Laut und Echo=Laut+Rauschen bei v=0. Sie unterscheiden sich darin, in welchem Grad die Information über die Phasenfunktion in Echo und/oder gespeichertem Laut verloren geht. Diese Simulationen sollen helfen, Fledermausleistungen im Rahmen der diskutierten Phasensensitivität (Simmons 1979; Altes 1981a) einzuordnen.

3.2.4.1 Kohärenter Korrelator

Der kohärente Korrelator berechnet die Kreuzkorrelationsfunktion zwischen dem Echo und dem gesendeten Puls. Bild 3.7 zeigt die Autokorrelation eines Lautes, die mit der Kreuzkorrelation mit einem Echo ohne überlagertes Rauschen für τ=0 übereinstimmt. Eine Dehnung der Zeitachse verdeut-

licht die Unterdrückung des ersten Nebengipfels der Autokorrelation durch Pulskompression und Oberwellen, wie in Abschnitt 2.2 diskutiert wurde.

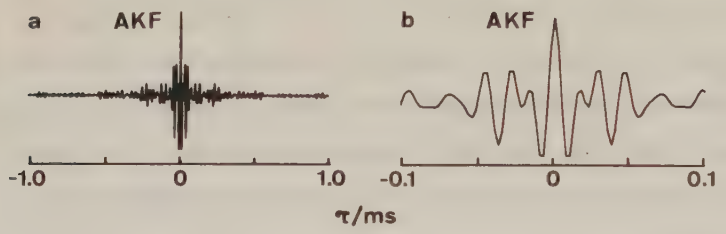


Bild 3.7: Autokorrelationsfunktion AKF eines Eptesicus-Lautes (a); AKF mit gedehnter Zeitachse (b).

Ist die Laufzeit der einzig unbekannte Echoparameter, gibt σ_k eine obere Schranke für die Standardabweichung von τ in Abhängigkeit vom Signal/Rausch-Verhältnis bzw. von d' an:

$$\sigma_k = \frac{1}{2\pi \beta_m \sqrt{\frac{2E}{N_0}}} = \frac{1}{2\pi \beta_m d'} \quad .$$

Dieser Formel liegt die parabolische Näherung der Breite des zentralen Gipfels der Kreuzkorrelation zugrunde (explizit z.B. in Burdic (1968)). Ist statt der mittleren Bandbreite β_m die Schwerpunkts- oder Mittenfrequenz f_m eines Signals bekannt, läßt sich nach Abschnitt 2.1.2 abschätzen:

$$\sigma_k \cong \frac{1}{2\pi f_m d'} \quad .$$

Da insbesondere bei schmalbandigen Signalen zahlreiche Nebengipfel mit nahezu gleicher Amplitude auftreten, bestimmen

vor allem bei kleinen Signal/Rausch-Verhältnissen Mehrdeutigkeiten die Schätzgenauigkeit. Dann liefert die Barankin-Schranke (Barankin 1949) eine größte untere Schranke für die Standardabweichung der Schätzwerte. Die Barankin-Schranke liegt umso näher bei σ_k, je breitbandiger ein Signal ist. Der Obergang zu σ_k erfolgt nahezu sprunghaft und wird bei Signalen mit größerem Zeit-Bandbreite-Produkt (Abschnitt 2.1.2) früher eingeleitet (Chow und Schultheiss 1981), wie Bild 3.8 schematisch erläutert.

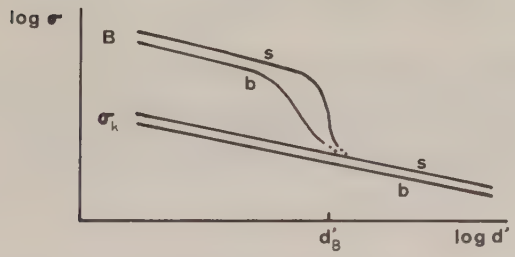


Bild 3.8: Fehlergrenzen in Abhängigkeit vom Signal/Rausch-Verhältnis $d' = \sqrt{2E/N_0}$. Früherer Obergang von der Barankin-Schranke B zu σ_k bei d'_B für breitbandige (b) als für schmalbandige Signale (s). Schematisch nach Chow und Schultheiss (1981).

Bild 3.9 zeigt unter der Kreuzkorrelation eines FM-Pulses mit seiner verzögerten, nicht verrauschten Kopie (a) die Kreuzkorrelationsfunktionen mit zwei gestörten Echos. Es

demonstriert die Entstehung von "lokalen Fehlern" (b) und von "Mehrdeutigkeiten" ("globalen Fehlern") (c).

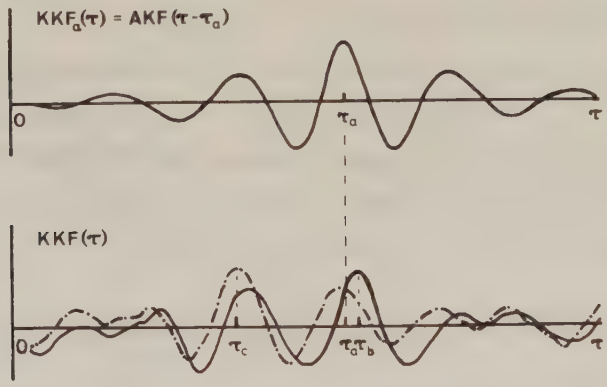


Bild 3.9: Kreuzkorrelation KKF$_a$ eines FM-Pulses mit dem ungestörten, um τ_a verzögerten Puls (a). Sie entspricht der zeitlich um τ_a verschobenen Autokorrelation AKF. Lokaler (b) und globaler Fehler (c) und fehlerhafte Schätzungen τ_b, τ_c bei Kreuzkorrelation (KKF) mit verrauschten Echos.

3.2.4.2 Semikohärenter Korrelator

Der semikohärente Korrelator schätzt das Maximum der Hüllkurve eines kohärenten Korrelators. Während er die Phasenfunktion des Echos noch zur Pulskompression ausnutzt, geht mit der Hüllkurvenbildung die Information über die Mittenfrequenz und deren Phasenwinkel relativ zur Hüllkurve verloren. Die Genauigkeit der Laufzeitschätzung wird dann höchstens

$$\sigma_s = \frac{1}{2\pi \beta_{zm} d'}$$

betragen. Je größer die zentrierte mittlere Bandbreite β_{zm}, desto präziser wird die Messung bei einem festen d' sein.

Beim Hüllkurvenempfänger (Abschnitt 3.2.1) wurde bereits darauf hingewiesen, daß die berechnete Hüllkurve noch relativ hohe Frequenzen enthält. Aufgrund der daraus resultierenden Mehrdeutigkeiten gilt auch beim semikohärenten Korrelator für kleine Signal/Rausch-Verhältnisse die Vorhersage gemäß der Barankin-Schranke.

Altes (1980a, 1983, 1984) schlägt einen Spektrogrammkorrelator als Empfängermodell vor. Dieser stellt bei kleinen Signal/Rausch-Verhältnissen das optimale System dar, sofern Puls und Echo nur als Spektrogramm vorliegen. Entstehen die Spektrogramme an einer Filterbank mit gleich großem Durchlaß B_v, gilt für den Spektrogrammkorrelator

$$\sigma_{sg} = \frac{1}{2\pi \sqrt{\beta_m} \sqrt{B_v}\, d'} \quad .$$

3.2.4.3 Kohärenter Hüllkurvenkorrelator

Dieses Empfängermodell nimmt eine Kreuzkorrelation zwischen dem empfangenen Echo und der Signalhüllkurve vor (Beispiel in Bild 3.10). Dabei können nur sich überschneidende Spektralbereiche "wechselwirken". Dieser im Vergleich mit den beiden zuvor beschriebenen Modellen geringe Oberlapp, vor-

wiegend bei etwa 30 kHz, wird die Leistung dieses Empfängers bei mittleren Signal/Rausch-Verhältnissen reduzieren. Bei sehr niedrigen Signal/Rausch-Verhältnissen ist wiederum ein abrupter Leistungsabfall aufgrund von Mehrdeutigkeiten zu erwarten.

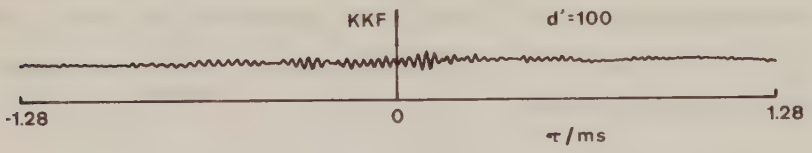


Bild 3.10: Kohärenter Hüllkurvenkorrelator: Kreuzkorrelation KKF zwischen Lauthüllkurve und verrauschtem Echo (d'=100).

3.2.4.4 Inkohärenter Hüllkurvenkorrelator

Mit einem Modell, das die Hüllkurven von Signal und Echo kreuzkorreliert, liegt ein nicht kohärenter Korrelator vor, genauer ein Leistungsdetektor, der die mit der Signalhüllkurve gewichtete Echoenergie während einer Vergangenheit entsprechend der Pulsdauer mißt. Von dem in Abschnitt 3.2.3 vorgeschlagenen Leistungsdetektor unterscheidet sich dieser spezielle Kreuzkorrelator damit zum einen durch die Struktur seines Gedächtnisses, zum anderen durch die vorausgehende Tiefpaßwirkung der Hüllkurvenbildung im Gegensatz zur bloßen Amplitudenquadrierung in jenem Modell. Kennzeichnend für

die Kreuzkorrelation zweier rechteckförmiger Funktionen (mit und ohne Gleichanteil) ist das dreieckförmige Ausgangssignal. Von der Kreuzkorrelation zweier Rechteckpulse unterscheidet sich die Kreuzkorrelation der Hüllkurven (Bild 3.11) im wesentlichen durch die Oberlagerung einer "Feinstruktur" von ca. 30 kHz.

Da eine nichtlineare Phasenfunktion in den Hüllkurven fehlt, liefert die oben für Korrelationsfilter angegebene Schranke σ_s keinen Anhaltspunkt für Simulationsergebnisse.

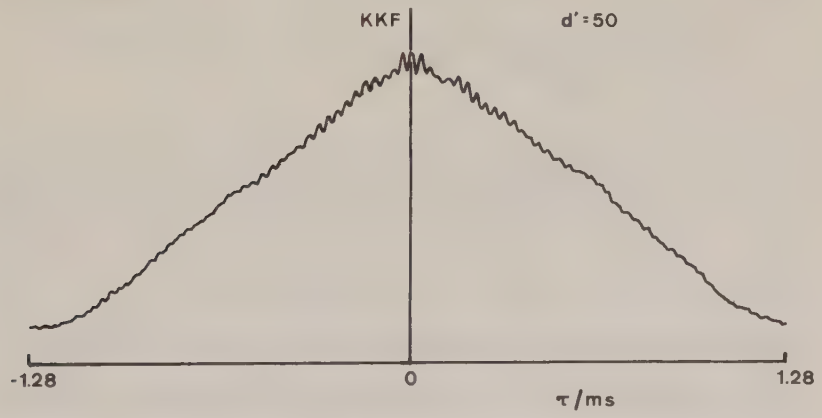


Bild 3.11: Inkohärenter Kreuzkorrelator: Kreuzkorrelation KKF der Lauthüllkurve mit der Hüllkurve des mit d'=50 verrauschten Echos.

3.2.5 Filterbank

Auf der Verarbeitungsstufe der Cochlea wird eine frequenz- und zeitabhängige Analyse akustischer Signale vorgenommen (Suga 1973; Suga and Schlegel 1973; Suga and Jen 1975, 1977; Pollack et al. 1977; Pollack 1980). Sie spiegelt sich, beginnend mit dem Hörnerv, im Impulsmuster einzelner Neurone wieder. Tuning-Kurven von Neuronen des Hörnerven weisen bei individuellen "Bestfrequenzen" Minima der frequenzabhängigen Antwortschwellen auf und haben unterschiedliche Q-10dB-Werte. Der Q-10dB-Wert ist der Quotient aus der Bestfrequenz und der Breite der Tuning-Kurve 10 dB oberhalb der Minimalschwelle.

Aus einer solchen Tuning-Kurve (Bild 3.12a; Suga and Jen 1975) wurden die Obertragungsfunktionen für eine Bank von Filtern entwickelt. Sie unterscheiden sich in den Bestfrequenzen, stimmen jedoch in den Q-10dB-Werten (5 oder 10) überein (Bild 3.12b). Dieses Verfahren bietet in Simulationen nur einen Anhaltspunkt für die Obertragungseigenschaften von Neuronen, da in die Obertragungsfunktion nicht die Schwellenkurve eingeht, sondern die Lage der Isosensitivitätskurven verwendet werden müßte. Eine Isosensitivitätskurve gibt in diesem Zusammenhang an, bei welchem Schalldruckpegel eine bestimmte Antwortstärke auftritt. Altes (1983) weist auf Vorteile hin, die aus der beobachteten Asymmetrie "neuronaler Bandpaßfilter" für die Implementie-

rung eines semikohärenten Kreuzkorrelators entstehen, wenn Laut und Echo nur als Spektrogramm vorliegen.

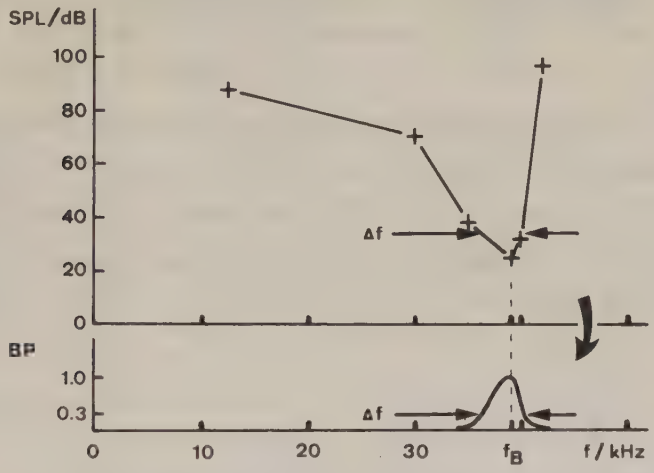


Bild 3.12: Neuronale Tuning-Kurve (Schwellenschalldruckpegel SPL; nach Suga und Jen (1975) von Myotis lucifugus) als Vorlage für die Bandpaßcharakteristik BP eines Filters mit der Bestfrequenz f_B und der 10 dB-Bandbreite Δf.

Passiert ein frequenzmoduliertes Signal eine Filterbank, treten einzelne Filterantworten zur gleichen Zeit auf wie der ausgeblendete Frequenzbereich innerhalb der Modulation. Von den Ausgangssignalen der Filter werden die Hüllkurven gebildet. Auf diese Weise erhält man ein dem Spektrographen mit Frequenzfenstern (Abschnitt 2.4) ähnliches Modell (Evans 1975, 1977; Simmons 1980), hier allerdings mit unterschiedlich breiten Filtern.

In diesem Modell analysiert jedes Filter sowohl den emittierten Puls als auch das Echo (Simmons and Kick 1984) und bestimmt anschließend für eine Laufzeitschätzung den Abstand τ_k der beiden relativen Antwortmaxima. Der emittierte Laut könnte über eine Art Efferenzkopie, über Knochenleitung (O'Neill and Suga 1982) oder Luftschall wahrgenommen werden. Eine übergeordnete Struktur gewinnt aus einem Histogramm $H(\tau_k)$ der τ_k-Werte aller Neurone dasjenige τ als Schätzwert, bei dem $H(\tau_k)$ sein Maximum annimmt. Dies ist schematisch in Bild 3.13 dargestellt.

Die Genauigkeit der Zeitmessung wird neben der Beeinflussung durch ein dem Echo überlagertes Rauschen von einer durch die Form der Obertragungsfunktion induzierten Verzögerung begrenzt, die von Filter zu Filter unterschiedlich ist.

Bei den Simulationen wurden die Filterzahl und die Q-10dB-Werte unabhängig voneinander variiert, außerdem das "Erwartungsfenster", innerhalb dessen ein einzelnes Neuron den Schätzwert akzeptiert, außerhalb liegende Werte werden verworfen.

Bild 3.14 liefert abschließend eine Obersicht über die hier untersuchten Modelle. Im 5. Kapitel werden die Ergebnisse ihrer simulierten Leistungen dargestellt.

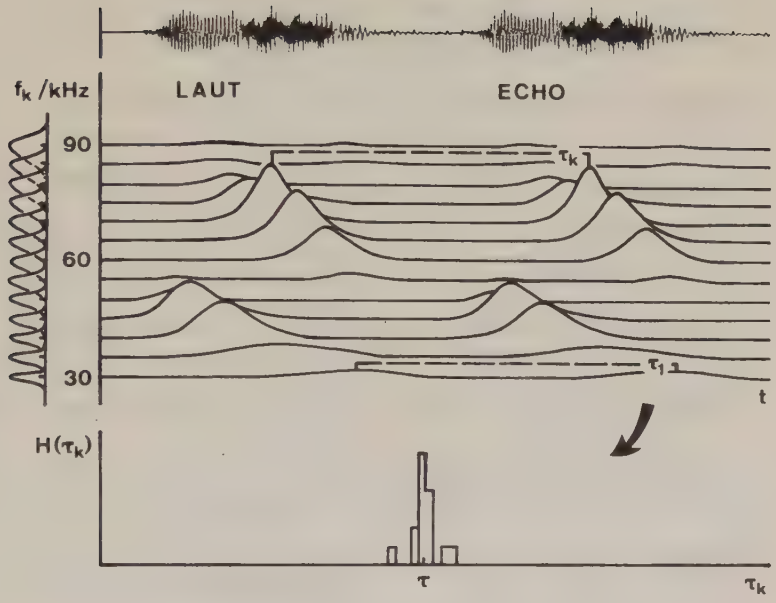


Bild 3.13: Obertragungseigenschaften der Filter, daneben schematisch die Filterantworten auf Puls und Echo und das aus den Einzelschätzungen τ_k gewonnene Histogramm $H(\tau_k)$ mit dem Maximum bei τ.

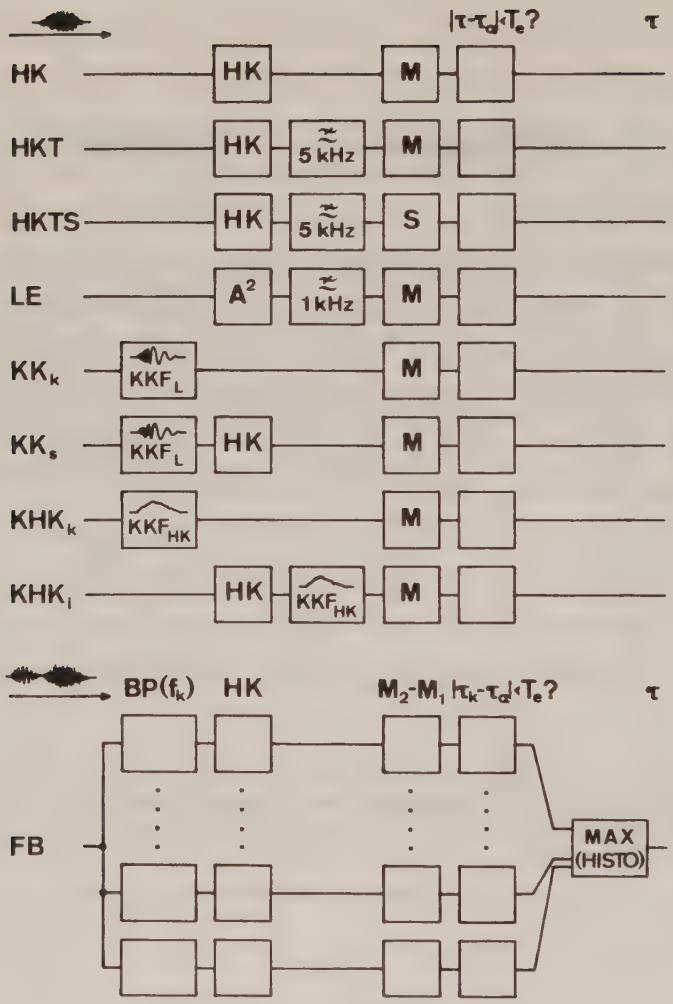


Bild 3.14: Schema der Informationsverarbeitung an den untersuchten Empfängermodellen Hüllkurvenempfänger ohne (HK) und mit Tiefpaß (HKT), mit Tiefpaß und Schwelle (HKTS), Leistungsempfänger (LE), kohärenter (KK_k) und semikohärenter Korrelator (KK_s), kohärenter (KHK_k) und inkohärenter Hüllkurvenkorrelator (KHK_i) und Filterbank (FB). HK: berechnete Hüllkurve; A^2: Amplitudenquadrierung; KKF: Kreuzkorrelation mit dem Laut (L) bzw. der Hüllkurve (HK); $BP(f_k)$: Bandpaßfilterung um f_k; M: Maximum; S: Schwelle; T_e: Erwartungsfenster; τ_a: absolute Laufzeit; τ, τ_k: Schätzwerte.

4. Psychophysik

Die Psychophysik beschreibt den Bezug zwischen Reizen und den von ihnen beim Beobachter hervorgerufenen Empfindungen oder Verhaltensweisen. Will man diesen Zusammenhang quantitativ erfassen, muß eine eindeutige Kopplung an den Reiz gewährleistet sein. In der modernen Psychophysik versucht man daher mit Hilfe geeigneter Meßmethoden, die Detektierbarkeit eines Signals unabhängig von psychischen Faktoren wie Motivation zu ermitteln. Dieser Ansatz stützt sich auf die Theorie der Signaldetektion. Sie gestattet darüberhinaus den anschaulichen Vergleich der Detektionsleistungen unterschiedlicher Empfänger anhand von Kennliniendiagrammen. Der Aufbau des ersten und zweiten Abschnitts sieht im Anschluß an die Beschreibung der jeweiligen Meßmethoden einige Beispiele von Dressurversuchen vor.

Bei der Entfernungsmessung von Fledermäusen liegt kein Detektions-, sondern ein Schätzproblem vor. Dressurversuche (Simmons 1973, 1979) dienen als Vorlage für Gedankenexperimente, die unter theoretischen Aspekten betrachtet werden. Für Leistungsvergleiche des biologischen Systems mit verschiedenen Empfängertypen eignen sich Computersimulationen von Modellhypothesen bei unterschiedlich starkem äußerem Rauschen.

Bei der Einordnung einer (noch nicht gemessenen) rauschab-

hängigen Kennlinie des biologischen Systems in die Schar der simulierten Prädiktionskurven kann man eventuell Aussagen über das interne Rauschen während der Informationsverarbeitung im Hörsystem gewinnen.

4.1 Klassische Psychophysik

4.1.1 Method of limits

In der "method of limits" tastet sich die Versuchsperson (VP) aus einer Richtung an den Schwellenwert heran, z.B. wird der Schalldruckpegel eines Tons so lange erhöht, bis er hörbar erscheint (+), oder so lange vermindert, bis die VP ihn nicht mehr hört (-). Zur Vermeidung richtungsbedingter Tendenzen, angedeutet in Bild 4.1a, kombiniert man beide Richtungen der Reizänderung zur Titration (Synonyme: up-down procedure, staircase, tracking), wie es Bild 4.1b verdeutlicht. Sobald die VP den Ton nicht mehr hört, erhöht der Experimentator den Schalldruckpegel, bis die VP ihn wieder wahrnimmt, reduziert ihn usw. Der Schwellenwert liegt bei dem Reizwert, für den sich + und - regelmäßig ca. 6- bis 8-mal abwechseln. Vorausgesetzt wird dabei, daß die Wahrscheinlichkeit einer positiven Antwort (+) monoton mit der Reizstärke zunimmt. In Versuchen zur Entfernungsdiskriminierung mit Delphinen fand die Titration Anwendung zur täglichen "Aufwärmung" (Murchison 1979).

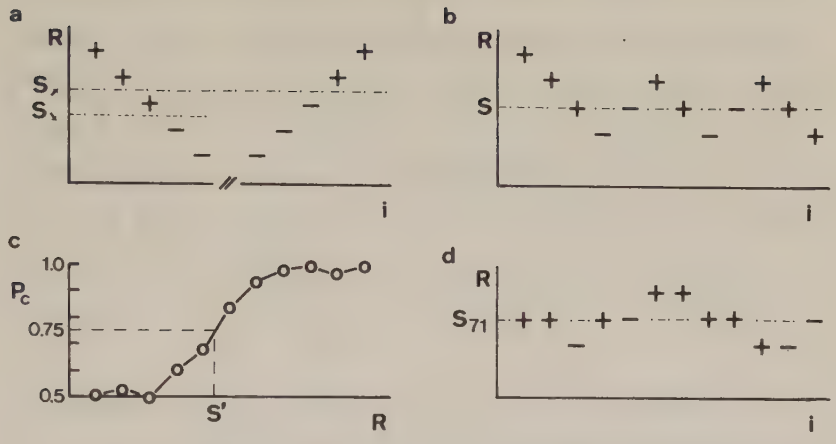


Bild 4.1: Schwellenbestimmung nach klassischen Methoden. Method of limits (a) und Titration (b): jedes "+" oder "-" entspricht einer individuellen Entscheidung beim Durchlauf i. Method of constant stimuli (c): ein "o" entspricht der aus M Entscheidungen ermittelten relativen Häufigkeit P_c richtiger Antworten. Transformierte adaptive Methode (d) zur Schätzung des 71%-Wertes S_{71} der psychometrischen Kurve. R: Reizstärke; S, S': Schwellenwerte.

4.1.2 Method of constant stimuli

Nach der "method of constant stimuli" wird jeder von N in einem Vorversuch festgelegten Reizwerten in zufälliger Reihenfolge M mal präsentiert. In der psychometrischen Kurve ist die relative Häufigkeit P_c richtiger Antworten gegen jeden Reizwert aufgetragen (Bild 4.1c). Eine "richtige Antwort" bezeichnet in einem Experiment zur Genauigkeit der

Laufzeitmessung die Entscheidung für den durch eine geeignete Andressur definierten "positiven Reiz". Rein zufällige Entscheidungen führen zu 50% korrekten Antworten. Ist der positive Peiz sehr einfach zu diskriminieren, strebt P_c gegen 100%. Meist wählt man P_c=75% als Kriterium (in der Literatur auch häufig als Schwellenwert bezeichnet). Ein Nachteil bei der praktischen Durchführung dieser Methode liegt in der hohen Anzahl von Meßpunkten.

4.1.3 Adaptive Methoden

Bei adaptiven Methoden richtet sich die nächstfolgende Reizstärke stets nach der vorausgegangenen Entscheidung (vgl. Shelton et al. 1981). So zählt auch die Titration zu diesen Verfahren für die Ermittlung von Schwellenwerten. Transformierte adaptive Methoden ermöglichen zudem die gezielte Schätzung einzelner Punkte der psychometrischen Kurve (Wetherill and Levitt 1965; Levitt 1971; Hall 1981). Nach der von Levitt (1971) angegebenen Tabelle lautet die Anleitung für den Experimentator z.B.:

- Reizstärke erhöhen, wenn zuvor falsch (-) oder falsch und davor richtig (+-) entschieden wurde, die Aufgabe wird einfacher;
- Reizstärke vermindern, wenn zweimal richtig geantwortet wurde (++), die Aufgabe wird schwieriger.

Auf diese Weise ermittelt man die Reizstärke S_{71}, für die P_c=71% gilt. Bild 4.1d zeigt einen hypothetischen Ablauf dieses Verfahrens. So gelingt eine Schätzung einzelner Werte der psychometrischen Kurve mit ca. 40% der bei der method of constant stimuli nötigen Durchläufe.

4.2 Theorie der Signaldetektion

Die Leistung eines Tieres kann während der Versuchszeit mit der Aufmerksamkeit, Motivation und Erwartungshaltung, der für die Entscheidung zur Verfügung stehenden Zeit oder dem Gedächtnis, bei Futterbelohnungsdressuren mit dem Hunger- oder Durstzustand oder den mit einer falschen Entscheidung verbundenen Kosten (Strafreiz) individuell schwanken. In Humanexperimenten könnte die VP ihr momentanes Befinden weitgehend beschreiben und vom Experimentator das Antwortkriterium betreffende Anweisungen entgegennehmen. Im Tierversuch fehlen Informationen über den Zustand des Individuums. Zumindest die relative Häufigkeit des Auftretens zeitlich variierender psychologischer Parameter sollte während des Experiments konstant gehalten werden.

Zwar kann man derartige Trends im Antwortverhalten mit Hilfe klassischer und adaptiver Methoden zeitlich gut mitverfolgen, doch werden sie in dem Wert der Schwellenreizstärke,

mit dem man letztlich eine Leistung charakterisiert, nicht erfaßt. In der modernen Psychophysik ist man bestrebt, das Antwortkriterium bei gleicher Reizstärke gezielt zu variieren. Dabei setzt man jedoch voraus, daß ein Beobachter dieses Kriterium innerhalb eines einzelnen Versuchsdurchlaufes beibehält.

4.2.1 Der ideale Beobachter

Die Einbeziehung der statistischen Kommunikationstheorie und der Signalanalyse (Middleton 1960; Helstrom 1960; Van Trees 1968) in die Psychophysik (Green 1960; Green and Swets 1974; Egan and Clarke 1966; Stebbins 1970; Blough and Blough 1977; Schusterman 1980) resultiert in einem Maß für eine spezifische Leistung eines Sinnessystems. Die Ermittlung dieses Maßes sieht Versuchsdurchläufe für unterschiedliche Antwortkriterien vor, doch muß der Beobachter das jeweilige Kriterium innerhalb eines Durchlaufes konstant halten.

Die Theorie der Signaldetektion sagt die Empfängerleistungen eines idealen Beobachters voraus. Er kennt das Signal, weiß, wann und wie oft es im Durchschnitt vorkommt ("a priori-Wahrscheinlichkeit"), und ist mit dem meist kontinuierlich andauernden Rauschen vertraut. Seine Leistung stellt die maximal erreichbare Leistung als Funktion des

Signal/Rausch-Verhältnisses dar und dient so als normativer Vergleichsstandard. Die Konstanz dieses Grenzwertes ist ein theoretisches Postulat: bei diffizilen Aufgaben kann ein sinkendes internes Rauschen trotz konstantem äußerem Rauschen die sensorische Leistung erhöhen, andererseits vermag ein mit der äußeren Störung ansteigendes internes Rauschen die Detektionsschwelle zu maskieren. Green und Swets (1974, S. 257) demonstrieren das an Daten von Swets und Mitarbeitern (1959; Detektionsexperimente am Menschen).

Die Reize, Signal+Rauschen oder Rauschen allein, führen zu Wahrnehmungen E, die um Mittelwerte s+n und n streuen (Bild 4.2). Die relativen Häufigkeiten $f(E|s+n)$ und $f(E|n)$ für viele Beobachtungen sind wie die Amplitudendichte des Eingangsrauschens Gaußverteilungen. Der ideale Beobachter vergleicht das Verhältnis von $f(E|s+n)$ zu $f(E|n)$, das "likelihood-Verhältnis", mit einem Schwellenwert. Im Tierexperiment sind dem Versuchsleiter zwei Möglichkeiten gegeben, dieses Entscheidungskriterium zu beeinflussen:

1. durch die Variation der relativen Häufigkeiten, mit denen s+n und n präsentiert werden (a priori-Wahrscheinlichkeit),

2. mit der Änderung der Belohnungsstrategie.

Das ideale Versuchstier müßte nicht nur die relativen Häufigkeiten f kennen, sondern auch die

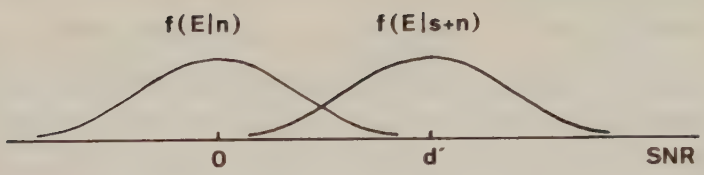


Bild 4.2: Häufigkeitsverteilungen f(E|n) und f(E|s+n) für die Beobachtungen E der Reize n und s+n bei einem Signal/Rausch-Verhältnis (SNR) entsprechend d'.

a priori-Wahrscheinlichkeiten erlernen und die optimale Strategie, die Belohnungsrate zu maximieren und dabei möglichst wenig bestraft zu werden, benutzen.

Zur Variation der Belohnungsstrategie liegen Daten von Schusterman (1976) und Schusterman und Mitarbeitern (1975) vor. Versuche mit Ratten haben Hack (1963), Huckle (1972, zitiert von Galanter (1974)) und Hume (1974) durchgeführt. Die Grenzen der Anwendbarkeit dieser Methode bei Tauben zeigen Nevin (1970) und Nevin und Mitarbeiter (1975) auf: bei einer gelegentlichen Belohnung von Tauben bei falschen Alarmen leidet offensichtlich die Präzision einer vorurteilsfreien Leistungsbestimmung.

Auf unterschiedlichen a priori- Wahrscheinlichkeiten basieren Untersuchungen zu Leistungen des Gehörs von Seelöwen (Schusterman and Johnson 1975), Affen (Clopton 1972; Elsmore 1972) und Ratten (Terman and Terman 1972; Intensitätsdiskriminierung, go/no go).

4.2.2 Psychophysikalische Verfahren

Die experimentelle Reizanordnung und die von der VP geforderte Form der Wahrnehmungsäußerung kennzeichnen ein "psychophysikalisches Verfahren". Da ein wichtiger Gültigkeitstest der Theorie der Signaldetektion in der Vergleichbarkeit von Ergebnissen besteht, die mit unterschiedlichen Verfahren ermittelt wurden, sucht man ein davon unabhängiges Leistungsmaß.

4.2.2.1 Ja/Nein

Einem kontinuierlich vorhandenen Störsignal ist während des Beobachtungsintervalls entweder ein Signal überlagert (s+n) oder nicht (n). In einem Antwortzeitraum erfolgt die Entscheidung der VP, ob sie ein Signal beobachtet hat (J) oder nicht (N). Diese vier möglichen Fälle sind in der nachfolgenden Antwortmatrix zusammengestellt:

1. das Signal war tatsächlich vorhanden, die VP entscheidet J mit einer Trefferquote P(J|s+n) oder
2. verpaßt es mit N mit P(N|s+n);
3. im Beobachtungsintervall läuft nur Rauschen, die VP löst mit der Häufigkeit P(J|n) einen falschen Alarm aus oder

4. weist mit N korrekterweise mit P(N|n) zurück.

	s+n	n
J	Treffer "hit"	falscher Alarm "false alarm"
N	verpaßt "miss"	korrekte Zurückweisung "correct rejection"

Nur die beiden a posteriori-Wahrscheinlichkeiten P(J|s+n) und P(J|n) sind voneinander unabhängig, da nach einer Normierung gilt:

$$P(J|s+n) + P(N|s+n) = 1,$$
$$P(J|n) + P(N|n) = 1.$$

Zur Ermittlung der sensorischen Leistung mißt man die Trefferquote und die Falschalarmrate für ein festes Signal/Rausch-Verhältnis (SNR) bei unterschiedlichen Kriterien: von "streng" -der Beobachter antwortet z.B. nur J, wenn er sehr überzeugt von der Anwesenheit des Signals ist,- bis "locker" -er entscheidet jedesmal J, wenn er das Signal zu erahnen glaubt-. Mit der Anzahl der Treffer wird dabei die Falschalarmrate ansteigen. Trägt man beide Wahrscheinlichkeiten in einem Diagramm gegeneinander auf, erhält man für ein festes Signal/Rausch-Verhältnis jeweils eine Kurve. Je unkritischer die VP ihre Beobachtungen einstuft, desto

mehr verlagern sich die Punkte in die obere rechte Ecke des Diagramms.

Die Variation des SNR resultiert in einer Kurvenschar (Bild 4.3), deren Lage und Verlauf ein bestimmter Empfängertyp individuell prägt und die daher die Bezeichnung Empfängercharakteristik (receiver operating characteristic, ROC) trägt.

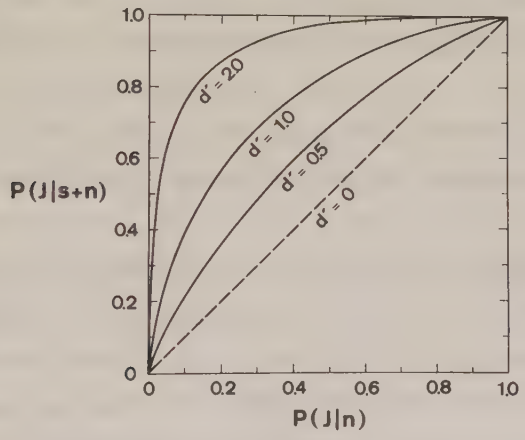


Bild 4.3: Kurvenschar für eine Empfängercharakteristik ROC (receiver operating characteristic): Wahrscheinlichkeiten für Treffer (P(J|s+n)) und falsche Alarme (P(J|n)) bei unterschiedlichen d'-Werten (nach Van Trees 1968).

Ein direktes Maß für die Leistung ist d', die Differenz der Mittelwerte der Verteilungen f (Bild 4.2), wenn die Standardabweichungen auf 1 normiert sind. Die ROC-Kurven sind in

diesem Fall symmetrisch zur negativen Diagonalen (zum Detektionsindex bei unterschiedlichen Standardabweichungen vgl. z.B. Green und Swets 1974, S. 98). Bei Auftragung empirischer Daten in doppeltlogarithmischen Koordinaten ist eine Ausgleichsgerade zu zeichnen, bei der d' aus dem Schnittpunkt mit der negativen Diagonalen hervorgeht.

Als vom Kriterium unabhängiges Empfindlichkeitsmaß dient die Fläche unter einer ROC. Sie variiert von 0.5 für sehr kleines SNR (das Signal ist so schwach, daß der Beobachter vorwiegend durch Raten etwa gleich viele Treffer wie falsche Alarme erzielt) bis nahezu 1.0 für hohes SNR (auch unter strengen Kriterien ist die Entscheidung fast immer richtig).

Für die gesuchte Abhängigkeit von d' von SNR kann man neben der Häufigkeit korrekter Antworten auch d' als Funktion des Rauschens auftragen (z.B. Green and Swets 1974, S. 190: Ergebnisse von Egan et al. 1961). Für den idealen Beobachter gilt bei der Aufgabe "Detektion im Rauschen" $d'=\sqrt{2E/N_o}$ (vgl. Abschnitt 3.1.3). Dieses Maß für das Signal/Rausch-Verhältnis wird im folgenden unabhängig von der Optimalität des jeweiligen Modells beibehalten.

Eine J/N-Variante im Tierversuch ist ein go/no go-Verfahren, in dem sich eine Entscheidung nichtverbal durch eine Bewegung bzw. deren Unterdrückung äußert. Während go/no go-Experimente zur Echoortung bei Delphinen durchführ-

bar sind, erscheinen sie für Fledermäuse ungeeignet. Weiterhin ist generell nicht gewährleistet, ob ein häufiges Ausbleiben einer Bewegung nicht das Resultat mangelnder Motivation (das Tier ist z.B. satt) oder falsch verstandener Reizdimension ist. Dies kommt einem strengeren Entscheidungskriterium gleich. Die Versuchsergebnisse täuschen dann unter Umständen eine erheblich schlechtere Leistung vor. Außerdem wäre für eine no go-Reaktion keine Latenz oder eine "Pulsanzahl bis zur no go-Entscheidung" definierbar, die einen Hinweis auf das Entscheidungskriterium liefern könnten.

Schusterman (1980, Fig. 7) stellt Daten von Penner und Murchison (1970, Amazonas-Tümmler (porpoise); Größendetektion) sowie Murchison (1980, Delphin) in einem ROC-Diagramm dar. Die Meßpunkte liegen mehrheitlich im linken unteren Teil des ROC-Diagramms, d.h. die Tiere versuchten, die Falschalarmrate gering zu halten. Diese Auswirkung einer hohen Schwelle könnte man nach einem Vorschlag von Altes (1981b) vermeiden, wenn der Reiz auch zwischen den Versuchen für bestimmte Zeit vorhanden wäre, damit sich die Tiere an ihn gewöhnen könnten.

4.2.2.2 Rating

Der theoretische Ansatz der Theorie der Signaldetektion gestattet dem Beobachter neben der bisher betrachteten binären

Entscheidung J/N eine differenzierte Angabe über den Grad der Oberzeugung, daß im Beobachtungsintervall ein Signal vorkam (Green and Swets 1974, S. 41). Die Zahlen 1 bis 6 repräsentieren z.B. ein Repertoire von "sehr sicher J" bis "sehr sicher N". Im auf die J/N-Verfahren übertragenen Sinn kann der Experimentator die Wahrscheinlichkeiten für die Entscheidungen "1" bis "6" unter den Bedingungen s+n bzw. n, P(1|s+n), P(2|s+n), .., P(1|n), P(2|n), .., rechnerisch so kombinieren, daß sie fünf verschiedenen Kriterien entsprechen. Für ein festes SNR liefern sie jeweils eine ROC-Kurve und daraus die eingeschriebene Fläche oder d' als Leistungsmaß. Für praktische Belange wichtig ist die erhebliche Reduktion der Versuchsdurchgänge, bei 6 Kategorien ein Fünftel der für J/N erforderlichen Anzahl.

In Experimenten mit Tauben z.B. galt die Pickrate als Maß für die Entscheidungssicherheit (Blough 1967), von Carterette und Mitarbeitern (1965; Humanexperiment), und von Yager und Duncan (1971; Goldfisch) wurde die Latenz bis zu einer Reaktion so interpretiert.

4.2.2.3 Forced choice

In einem forced choice-Verfahren enthält eines von zwei (oder mehr) zeitlich aufeinanderfolgenden Beobachtungsintervallen bei kontinuierlich anhaltendem Rauschen stets den po-

sitiven Reiz. Die Versuchsperson muß entscheiden, in welchem Intervall sie den Reiz beobachtet hat. Bei dieser Wahldressur kann man die beiden Alternativen auch räumlich anordnen und eine rechts/links-Entscheidung fordern. Die Häufigkeit korrekter Entscheidungen P_c wird in Abhängigkeit vom Signal/Rausch-Verhältnis in einer psychometrischen Kurve aufgetragen (Bild 4.1c). Da dieser aus einer Wahldressur ermittelte Wert gleich der Fläche unter der ROC mit demselben Signal/Rausch-Verhältnis ist (z.B. in Green and Swets 1974), wurde mit d' ein vom psychophysikalischen Meßverfahren unabhängiges Detektionsmaß gefunden.

Eine Falschalarmrate oder verpaßte Signale wie bei J/N gibt es in der Wahldressur nicht, da in einem der beiden Intervalle (auf einer Seite) stets ein Signal vorkommt. Dies vereitelt die Darstellung von Wahldressur-Ergebnissen als ROC-Diagramm.

Ein von Green und Swets (1974, S. 49) vorgeschlagenes Verfahren zur Gewinnung von ROC-Kurven kann im Tierexperiment nicht angewandt werden, da die VP spezielle Anweisungen zum Entscheidungskriterium erhält.

Auch in der Arbeit von Boneau und Cole (1967) wird nicht von der psychometrischen Kurve, sondern von der "Antwortwahrscheinlichkeit" (Werte zwischen 0 und 1) auf die Häufigkeitsverteilungen f zurückgeschlossen. Aus f ließen sich

dann die ROC-Kurven konstruieren. Der Versuchsansatz basierte auf einer J/N-Entscheidung.

Die wichtigsten Aussagen zur Theorie der Signaldetektion lassen sich so zusammenfassen:
Ein Beobachter entscheidet in einer Detektionsaufgabe mit einem beliebigen, aber während eines Versuchsdurchlaufs konstanten Antwortkriterium. Ändert sich dieses Kriterium bei einem festen äußeren Signal/Rausch-Verhältnis, beeinflußt dies die Trefferquote und die Falschalarmrate gleichsinnig. So entstehen Punkte einer einzelnen Kurve im ROC-Diagramm. Die doppeltlogarithmische Auftragung der Werte ergibt eine Gerade, deren Schnittpunkt mit der negativen Diagonalen das Leistungsmaß d' festlegt. Wachsendes äußeres Rauschen verschiebt die Geraden nach links oben.

Da individuelle Empfängertypen charakteristische Kurvenscharen ausbilden, bietet sich das ROC-Diagramm aus J/N-Daten für Rückschlüsse auf Signalverarbeitungsprinzipien an, die einem biologischen System zugrunde liegen könnten.

Da bei gleichem Signal/Rausch-Verhältnis (d') die Fläche unter einer ROC-Kurve der relativen Häufigkeit korrekter Antworten P_c entspricht, ist eine psychometrische Kurve $P_c(d')$ aus dem ROC-Diagramm einer J/N- oder rating-Reaktion ableitbar.

Ergebnisse einer 2 Alternativen-Wahldressur führen unmittelbar auf eine psychometrische Kurve. Ein ROC-ähnliches Diagramm erhält man höchstens indirekt, wenn es gelingt, das Entscheidungskriterium eines Tieres gezielt zu beeinflussen, etwa mit der Änderung der Häufigkeit des positiven Reizes oder der Interpretation der Latenz als Entscheidungsschwelle.

4.2.3 Vergleich von Empfängerleistungen

Dieser Abschnitt behandelt zwei Aspekte der praktischen Bedeutung der Theorie der Signaldetektion für die Beurteilung der Leistung biologischer Systeme: die Relation zu suboptimalen Empfängern und die Differenzierung zwischen verschiedenen Empfängermodellen mit ähnlichen Leistungen.

Die Theorie beschreibt das Grenzleistungsvermögen eines idealen Beobachters für Detektion. Dieses kann nur von einem biologischen System erreicht werden, das die gesamte, durch die Ortungssituation bedingte Menge an Information besitzt, also z.B. die Amplitudenverteilung des Rauschens und den Startzeitpunkt jedes Durchlaufs genau kennt. Leistungsvergleiche mit biologischen Systemen sollten sich stets auch an suboptimalen Empfängerversionen orientieren, da diese oft mit weit geringerem Aufwand zu verwirklichen sind oder in Erfüllung mehrerer, eventuell zueinander kon-

trärer Funktionen den kostengünstigsten Kompromiß darstellen und trotzdem eine zufriedenstellende Leistung erbringen (zum "minimal informierten Beobachter" vgl. Boneau and Cole 1967).

Häufig erbringt ein Empfänger bei einem um 3 bis 5 dB höheren Signal/Rausch-Verhältnis die gleiche Leistung wie ein zweiter mit völlig anderem Funktionsprinzip. Andererseits ist die Exaktheit experimenteller Daten mit einer durch Tierversuche bedingten Unsicherheit in eben dieser Größenordnung behaftet. Auch sehr viele Einzelmessungen erweisen sich nicht als hilfreich (Green and Swets 1974, S. 394). Das zieht die Aussagekraft solcher Vergleiche stark in Zweifel. Green und Swets (1974, Fig. 4-8 und 7-2) haben übernommene Daten z.B. mit einem Hüllkurvenempfänger und einem Gaußschen Modell im Rahmen der Meßgenauigkeit in gleicher Weise erklären können.

Aus diesen Gründen erscheint der auf den ersten Blick naheliegende Weg ausgeschlossen, die im Tierversuch gemessene Leistung mit den berechneten ROC-Diagrammen verschiedener Empfängertypen (z.B. Van Trees 1968) zu vergleichen und mit dem Modell zu erklären, dessen Leistung die beste Übereinstimmung mit den experimentellen Daten zeigt. Daher werden im folgenden Abschnitt an die Fragestellung und an das Versuchstier "Fledermaus" angepaßte Meßmethoden entwickelt.

4.3 Angepaßte Meßmethoden

Im Mittelpunkt der vorliegenden Untersuchungen steht die Genauigkeit von Laufzeitschätzungen, gesucht wird somit eine Differenzschwelle Δt. Zu dieser Fragestellung sind von Simmons (1973, 1979) vorwiegend mit der Fledermaus Eptesicus fuscus Verhaltensexperimente durchgeführt worden. Die von Simmons angewendeten Verfahren dienten als Vorlage zu Gedankenexperimenten. Sie werden einführend kurz geschildert und die zugrunde liegenden theoretischen Prinzipien betrachtet.

Ein Vergleich der Leistung eines biologischen Systems mit denen verschiedener Modellhypothesen sollte für einen großen d'-Bereich möglich sein. Da für die Leistungen der Modelle individuelle Schwankungen mit d' erwartet werden, würde dieses Verfahren die Zuordnung der "Kennlinie" $\Delta t(d')$ des biologischen Systems vereinfachen. Bei der Computersimulation der Gedankenexperimente wurde für unterschiedliche Signal/Rausch-Verhältnisse die Differenzschwelle Δt ermittelt. Die grafische Darstellung $\Delta t(d')$ trägt im folgenden die Bezeichnung "Prädiktionskurve". Ziel des Leistungsvergleichs ist es also, ein Modell zu finden, dessen simulierte Prädiktionskurve am besten mit der gemessenen Kennlinie des biologischen Empfängers übereinstimmt. Da eine solche Kennlinie m.W. bisher nicht veröffentlicht wurde, muß sich ein Leistungsvergleich auf die von Simmons (1973, 1979) angegebenen Daten beschränken. Das äußere

Signal/Rausch-Verhältnis ist in diesen Versuchen nicht kontrolliert worden und nur indirekt zu ermitteln.

Abschließend wird eine Möglichkeit aufgezeigt, mit Hilfe des beschriebenen Konzeptes den Betrag des internen Rauschens abzuschätzen, das während der Informationsverarbeitung im biologischen System auftritt.

4.3.1 Aufgabenstellung und Randbedingungen

Die Fragestellung "Genauigkeit von Laufzeitmessungen" ist von Simmons mit Hilfe zweier Strategien (1973, 1979) bearbeitet worden. In einer links/rechts-Wahldressur zur "Laufzeitdifferenz" erhielten Fledermäuse von einem Reflektor auf einer Seite Echos mit der Verzögerung t_a, auf der anderen mit $t_a - \Delta t$. Eine richtige Antwort war die Entscheidung für das Echo mit kürzerer Laufzeit (Simmons 1973). Im Experiment zum "Laufzeitjitter" (Simmons 1979) wurden aufeinanderfolgende Pulse auf einer Seite abwechselnd mit der Laufzeit $t_a + \Delta t/2$ und $t_a - \Delta t/2$ beantwortet (simulierte Echos). Den negativen Reiz bildete eine Echofolge mit konstanten Laufzeiten t_a. Bild 4.4 stellt die psychometrischen Kurven aus beiden Versuchen gegenüber. Das Signal/Rausch-Verhältnis wurde in keinem der beiden Versuche kontrolliert. Ein Vergleich der Abbildungen 11, 12 und 16 in der Arbeit von 1973 und 4 aus 1971 mit Aplitudenfunktionen von im Labor aufge-

nommenen und im Rechner mit Rauschen überlagerten Lauten (vgl. Bild 3.1) lassen auf ein Signal/Rausch-Verhältnis von mindestens 30 dB schließen.

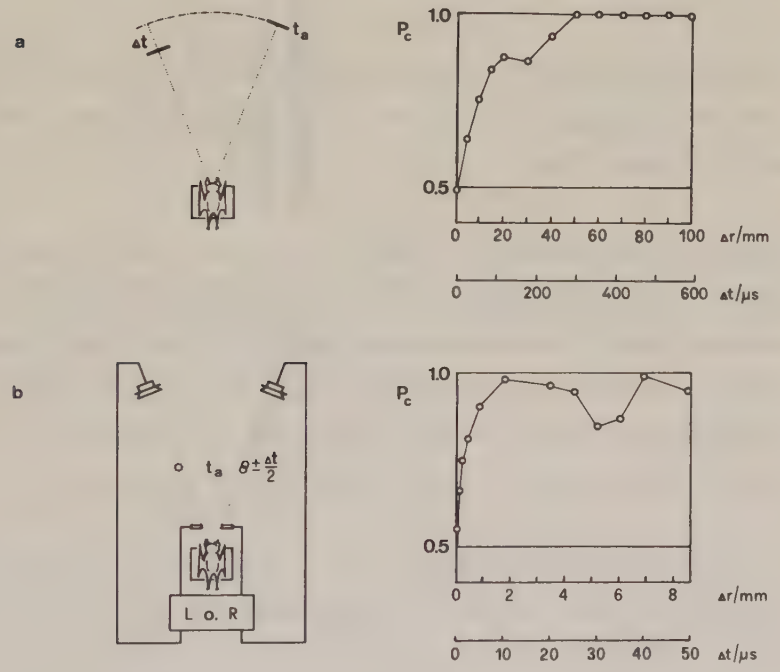


Bild 4.4: Versuchsanordnung und psychometrische Kurven P_c der Experimente "Laufzeitdifferenz" (a) und "Laufzeitjitter" (b) (nach Simmons 1973, 1979).

Beide Experimente sollen im folgenden vom Standpunkt der statistischen Entscheidungstheorie betrachtet werden, um spezifische Randbedingungen für Gedankenexperimente zu entwickeln, nach denen diese Experimente für verschiedene Em-

pfängermodelle simuliert werden können.

4.3.1.1 Laufzeitdifferenz

Die Aufgabe besteht in der Diskriminierung von Echos mit den Laufzeiten $t_a+\Delta t/2$ (negativer Reiz) und $t_a-\Delta t/2$ (positiver Reiz) (symmetrisiert).

Gaußsches bandbegrenztes weißes Rauschen wird additiv überlagert. Die Echoenergie E und die spektrale Rauschleistungsdichte $N_o/2$ werden entsprechend d' kontrolliert. Das interne Rauschen sei vernachlässigbar. Bei jeder Reizpräsentation verursachen andere Ausschnitte des Störsignals von der wirklichen Laufzeit $t_a \pm \Delta t/2$ abweichende Schätzwerte τ.

Für eine große Zahl von Beobachtungen ergeben die relativen Häufigkeiten der τ-Werte für positiven und negativen Reiz die Histogramme $H_p(\tau)$ und $H_n(\tau)$ (Bild 4.5). Das Tier kann die Verteilungen den entsprechenden Seiten zuordnen. Die Form der Histogramme ist nicht wie in Detektionsexperimenten eine Gaußverteilung, sondern kann für verschiedene Empfänger variieren (vgl. Abschnitt 5.1). Es wird angenommen, daß die beiden Verteilungen um $\pm\Delta t/2$ zeitverschobene Versionen eines Histogramms $H(\tau)$ sind:

$$H_p(\tau) = H(\tau+\Delta t/2),$$

$$H_n(\tau) = H(\tau-\Delta t/2).$$

Die Beobachtung τ und der physikalische Parameter Δt stehen also in einer monotonen Beziehung zueinander.

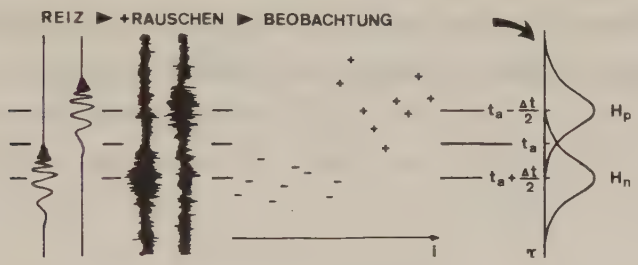


Bild 4.5: Beziehung zwischen Reiz, Rauschen, Beobachtung und Häufigkeitsverteilungen H_p und H_n der Schätzwerte ("+" für positiven Reiz = kürzere Laufzeit, "-" für negativen Reiz = längere Laufzeit) nach vielen Durchläufen i in einer Wahldressur zur Laufzeitdifferenz.

Von der VP wird angenommen, daß sie die beiden Verteilungen kennt. Dann geben zum einen H_p und H_n für nur einen Durchlauf die Wahrscheinlichkeit an, mit der eine bestimmte Beobachtung vorkommt. Zum anderen kann sich der Beobachter an den Maxima von H_p und H_n orientieren und sein Entscheidungskriterium in der Mitte bei t_a plazieren. Für $\tau < t_a$ schließt er auf positiven, für $\tau > t_a$ auf negativen Reiz ($\tau = t_a$ sei nie exakt erfüllt). Falsche Entscheidungen können dann auftreten, wenn H_p und H_n überlappen.

Unter diesen Bedingungen leitet sich die psychometrische Kurve $P_c(\Delta t)$ aus dem Flächenintegral des Histogramms bis

$\Delta t/2$ her (App. 7.16). Wenn $H(\tau)$ symmetrisch ist, gilt:

$$P_c(\Delta t) = 0.5 + \int_0^{\Delta t/2} H(\tau)\, d\tau.$$

Da $H(\tau)$ eine nichtnegative Funktion ist, ist P_c eine monoton wachsende Funktion von τ. Wenn für $H(\tau)$ zwischen einem zentralen Maximum und Nebengipfeln $H(\tau)=0$ gilt, weist P_c dort ein Plateau auf (Bild 4.6). Beachtet man die Kalibrierung der Zeitachsen, resultiert der gesuchte Schwellenwert Δt aus $P_c(\Delta t_s/2)=0.75$.

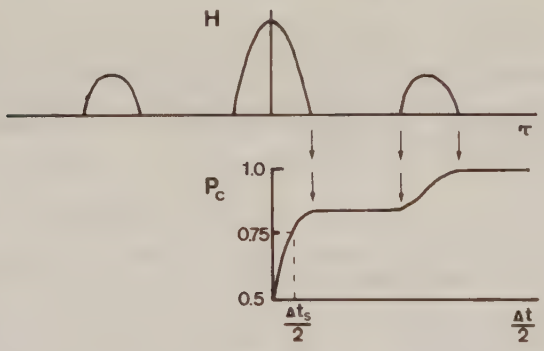


Bild 4.6: Vorhersage einer psychometrischen Kurve P_c für Laufzeitdifferenzen Δt aus einem Histogramm H von Schätzwerten τ. Bei $\Delta t_s/2$ gilt $P_c=0.75$.

4.3.1.2 Laufzeitjitter

Der Beobachter soll zwei Echos (τ_i ; τ_{i+1}) mit gleicher Laufzeit t_a (negativer Reiz) von zwei Echos mit den Laufzeiten $t_a+\Delta t/2$ und $t_a-\Delta t/2$ (positiver Reiz) unterscheiden. Für das

Signal/Rausch-Verhältnis gelten die gleichen Bedingungen wie im vorigen Abschnitt.

Bild 4.7 zeigt die Entstehung der Häufigkeitsverteilungen $H_p(\Delta\tau)$ und $H_n(\Delta\tau)$, die den beiden Seiten zugeordnet werden können. Nach Normierung gelte hier:

$$H_p(\Delta\tau) = 1/2\ (H(\tau+\Delta t/2) + H(\tau-\Delta t/2)),$$

$$H_n(\Delta\tau) = H(\tau).$$

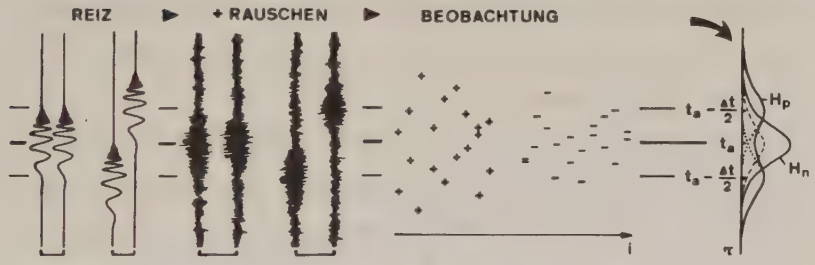


Bild 4.7: Beziehung zwischen Reiz, Rauschen, Beobachtung und Häufigkeitsverteilungen H_p und H_n der Schätzwerte ("++" für positiven Reiz = Jitter, "--" für negativen Reiz = kein Jitter) nach vielen Durchläufen i in einer Wahldressur zum Laufzeitjitter.

4.3.2 Internes Rauschen

Mit Hilfe von Bild 4.8 soll gezeigt werden, wie man möglicherweise aus dem Vergleich experimentell gewonnener Daten mit simulierten Kennlinien nicht nur Schlüsse auf das Em-

pfangsprinzip, sondern auch auf das interne Rauschen ziehen könnte. Die Meßpunkte (+) vermitteln dem Betrachter den Eindruck, als folgten sie dem prinzipiellen Verlauf des Empfängers M2, allerdings um 8 dB verschoben: wäre M2 mit einem zusätzlichen (internen) konstanten Rauschen von 8 dB gestört, würde er die gleiche Leistung erbringen wie das untersuchte biologische System. Lägen starke Hinweise auf die Realisierung des Modells M3 vor, könnte man über die Abhängigkeit des internen Rauschens von der äußeren Störung spekulieren, falls sich der Abstand der Kurven mit d' ändert.

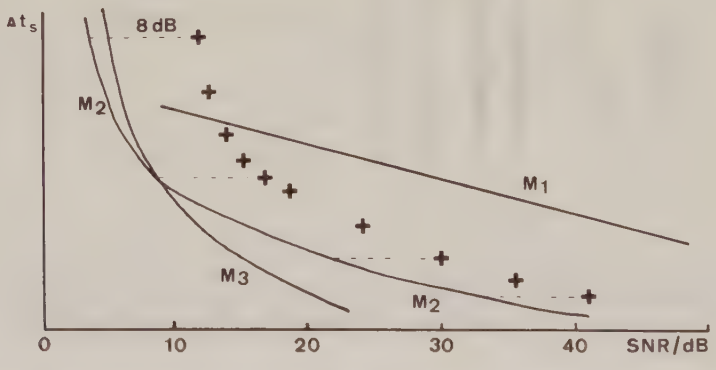


Bild 4.8: Simulierte Kennlinien für Empfängermodelle M_i und hypothetische Daten aus einem Tierversuch (+).

Experimente und Auswertmethoden sollten auch unter dem Aspekt konzipiert werden, den Betrag dieses internen Rauschens zu ermitteln, das in biologischen Systemen die absolute sensorische Schwelle maskiert. Es wird bei allen Simu-

lationen als konstant angenommen, obwohl es mit dem externen Rauschen ansteigen oder in schwierigen Entscheidungssituationen (im Schwellenbereich aufgrund erhöhter Konzentration) sinken kann. Die beiden im folgenden zitierten Vorschläge zur Bestimmung des internen Rauschens beziehen sich allerdings auf Detektionsexperimente.

Von Seelen und Reinig (1972) schlagen zur Abschätzung der Leistungsdichte N_i des internen Rauschens zunächst ein Experiment ohne äußere Störung vor. Dessen ROC-Kurve ordnen sie einem optimalen Empfänger zu, der die Detektionsleistung d_1' zeigt. Für den in ihrem Beispiel postulierten Korrelationsempfänger gilt: $d_1' = \sqrt{2E_1/N_i}$. Im zweiten Teil wird ein Signal/Rausch-Verhältnis gemäß $d_1' = \sqrt{2E_2/N_o}$ eingestellt und aus den Ergebnissen das Detektionsmaß d_2' gewonnen, das nur im Fall der Optimalität mit d_1' identisch ist. Genau dann gilt die Abschätzung $N_i \cong N_o \cdot E_1/E_2$. Dieses Verfahren geht allerdings von der nicht gesicherten Annahme aus, daß das interne Rauschen auch bei hohen Störpegeln konstant bleibt. Gilt dagegen $N_i = N_{io} + cN_o$, folgt eine Gleichung mit zwei Unbekannten.

Swets und Mitarbeiter (1959) schlagen eine 4 Alternativen-Wahldressur mit 1 bis 5 Beobachtungen vor jeder Entscheidung vor. Sie schlossen aus ihren Daten, daß die Standardabweichung des internen Rauschens proportional zu der des externen sein würde (vgl. Green and Swets 1974, S. 257).

Zusammenfassung:

Folgende Vorgehensweise erscheint am besten dazu geeignet, die Schätzgenauigkeit Δt_s für Laufzeitdifferenzen und Δt_j für Laufzeitjitter in Verhaltensversuchen mit Fledermäusen zu ermitteln:

Für bestimmte Signal/Rausch-Verhältnisse (als $d'=\sqrt{2E/N_o}$) erfolgt eine Regelung der Echointensität durch die Multiplikation des ausgesendeten Lautes mit einem aktuell ermittelten Faktor. Den so abgeschwächten Laut erhält die Fledermaus technisch verzögert zurückgespielt. Mit Hilfe einer adaptiven Methode der Reizpräsentation werden in einer links/rechts-Wahldressur bei unterschiedlichen d'-Werten psychometrische Kurven $P_c(\Delta t)$ aufgenommen. Die Auftragung der 75%-Werte Δt_s bzw. Δt_j in Abhängigkeit von d' liefert eine Kennlinie des biologischen Systems.

Parallel zum Entwurf von Dressurversuchen läuft die Konzeption von Gedankenexperimenten, nach denen die Leistung verschiedener Empfängermodelle vorhergesagt werden soll. Diese Simulationen führen zu Prädiktionskurven, die man den experimentell gewonnenen Kennlinien gegenüberstellen kann. Vergleiche sind insofern problematisch, als der Einfluß von internem Rauschen bei der Informationsverarbeitung im biologischen System unbekannt ist und höchstens indirekt abgeschätzt werden könnte.

5. Computersimulationen von Dressurversuchen

In diesem Kapitel werden die Genauigkeit der Laufzeitschätzung und die Prädiktionskurven für Laufzeitdifferenz- und Laufzeitjitterschätzung für die im 3. Kapitel vorgestellten Empfängermodelle dargestellt. Diesen Computersimulationen liegen die im 4. Kapitel entwickelten Gedankenexperimente zugrunde. Einzelne Beispiele von Histogrammen bzw. simulierten psychometrischen Kurven zu verschiedenen Signal/Rausch-Verhältnissen demonstrieren die Entstehung der jeweiligen Prädiktionskurven.

Um die Vorhersagen mit den Verhaltensergebnissen von Simmons (1973, 1979) vergleichen zu können, wurden Ortungslaute von Eptesicus fuscus mit einer effektiven Abtastrate von 400 kHz in einem Computer (PDP11/34) gespeichert, die Spektren durch digitale Filterung auf $\pm$100 kHz begrenzt und die effektive Abtastrate auf 200 kHz reduziert. Die Testsignale bildeten im wesentlichen zwei ca. 1.5 ms lange Laute.

Für ein festes d' wurde ein Ortungslaut der Energie E im Rechner 400mal mit aufeinanderfolgenden Abschnitten von Rauschen überlagert. Als Maß für das Signal/Rausch-Verhältnis am Eingang eines Empfängers diente $d'=\sqrt{2E/N_o}$. Das Rauschen (modifiziert nach D. Menne) hatte annähernd eine Gaußsche Amplitudendichte und eine bis $\pm$100 kHz etwa konstante spektrale Leistungsdichte $N_o/2$.

Der gesuchte Schätzwert τ wurde mit einer Ausnahme aus dem Maximum der Filterantwort ermittelt. Für eine genauere Bestimmung wurden die 5 Werte um das Maximum eines Ausgangssignals durch eine Parabel gefittet, deren Maximum τ ergab. Im Hüllkurvenempfänger mit Schwelle war τ der Zeitpunkt, zu dem die Filterantwort die halbe Maximalamplitude überschritt.

Alle Empfänger verfügen über Vorwissen bezüglich der absoluten Laufzeit t_a in der Form, daß sie nur Schätzwerte in einem bestimmten Zeitintervall um t_a akzeptieren. Außerhalb dieses "Erwartungsfensters" ("time delay tracker requirement" nach Scarbrough et al. 1981) liegende Werte verwerfen sie und wiederholen diese Schätzungen. Wenn nicht anders vermerkt, beträgt die Fensterbreite $\pm$1000 μs.

Bei dem Modell der Filterbank wurde für jedes Filter individuell (vgl. Bild 3.13) aus dem interpolierten Maximum der Antwort auf den ungestörten Laut ein Zeitnullpunkt t_{ok} ermittelt. Das Erwartungsfenster lag hier jeweils zeitsymmetrisch zu t_{ak}, gemessen vom jeweiligen Zeitnullpunkt t_{ok}. Nur innerhalb dieses Fensters liegende Werte wurden in einem Histogramm aufgetragen. Der Schätzwert war das τ, bei dem dieses Histogramm sein Maximum annahm.

5.1 Histogramme(τ,d') und 68%-Percentile(d')

Um die Genauigkeit der Laufzeitschätzung bei äußerem Rauschen zu ermitteln, wurde für unterschiedliche Werte von d' jeweils die relative Häufigkeit von je 400 Schätzwerten in Histogrammen aufgetragen (Binbreite 1 µs). An Stelle der Standardabweichung gibt hier das 68%-Percentil P68 für nicht Gaußsche Verteilungen die Ausdehnung der Histogramme über der τ-Achse an. Da für Gaußverteilungen P68 gleich der doppelten Standardabweichung ist, wurde als "Vorhersagekurve" P68/2 (doppeltlogarithmisch) gegen d' aufgetragen.

Für einzelne Modelle charakteristisch ist eine individuelle Einteilung der d'-Achse nach der Form der Histogramme in maximal drei Bereiche.

Im a priori-Bereich für kleines d' verteilen sich die Schätzwerte gleichmäßig innerhalb des Erwartungsfensters. P68/2 liegt konstant knapp unterhalb der halben Fensterbreite.

Im Ambiguity-Bereich für ein "mittleres" d' treten in den Histogrammen diskrete, von der Form des ungestörten Ausgangssignals geprägte Nebengipfel auf. Außerhalb des abgebildeten Ausschnitts von $\pm$100 µs können allerdings noch Schätzwerte liegen, evtl. sogar in gleicher Weise diskret um weitere, mehr als 100 µs entfernt liegende relative Maxi-

ma des ungestörten Ausgangssignals gruppiert. Es kann vorkommen, daß die Percentile unter diesen Umständen noch sehr hohe Werte beibehalten, d.h. die Kurve P68/2(d') verläuft auch im Ambiguity-Bereich zunächst noch flach und nur wenig unterhalb der halben Fensterbreite. Gerade in solchen Fällen fällt die Vorhersagekurve oft sehr steil ab, denn mit wachsendem d' werden Mehrdeutigkeiten dann plötzlich reduziert. Dies führt zu einer charakteristischen Stufenform in den P68/2-Kurven. Empfängermodelle, die den ungestörten Laut mit einem glatten Ausgangssignal beantworten, übergehen diesen Ambiguity-Bereich. Sie zeigen daher auch keinen steilen Abfall der Vorhersagekurven am oberen Ende dieses Bereichs.

Im Bereich lokaler Fehler für großes d' streuen die Schätzwerte nur noch um den zentralen Gipfel im Histogramm. Aus spektralen Kenngrößen (z.B. der mittleren Bandbreite) lassen sich untere Schranken für die Percentile theoretisch ableiten.

5.1.1 Hüllkurvenempfänger

Die in diesem Abschnitt diskutierten Empfänger bilden die Hüllkurve des Echos und suchen deren Maximum. Der Hüllkurvenempfänger ohne Tiefpaß (HK) benutzt dabei die berechnete Hüllkurve, die noch hohe Frequenzen enthält (vgl.

Bilder 3.1, 3.2). Der Hüllkurvenempfänger mit Tiefpaß (HKT) führt vor der Maximumsuche noch eine Glättung der Hüllkurve mit einem 5 kHz-Tiefpaß durch. Bild 5.1 zeigt die von ihnen erzielte Genauigkeit bei der Laufzeitschätzung und belegt den Kurvenverlauf P68/2(d') anhand von Histogrammbeispielen.

Für den Hüllkurvenempfänger ohne Tiefpaß liegen die P68/2-Werte etwa bis d'=30 nahe der halben Fensterbreite und fallen bis d'≅100 rasch, dann langsamer ab (Bild 5.1a).

Die Histogramme zeigen, daß die Laufzeitschätzwerte zu d'=10 noch weit um die richtige Laufzeit t_a streuen (b). d'=10 zählt nach der oben angegebenen Einteilung noch zum a priori-Bereich. Bei d'=20 verläuft die P68/2-Kurve zwar noch flach, aber das Histogramm (c) verdeutlicht, daß der Ambiguity-Bereich bereits begonnen hat. Im Histogramm zu d'=50 (d) sind die Nebengipfel bereits merklich reduziert. Für d'≥100 (e) treten nur noch lokale Fehler auf, denn fast alle Schätzungen liegen bei t_a (N=197).

Für den Hüllkurvenempfänger mit Tiefpaß nehmen die P68/2-Werte bis d'=500 sehr langsam ab. Da dieses Modell bei d'=1000 jedoch viel genauer schätzt, entsteht ein steiler Abfall in der Vorhersagekurve.

Der Vergleich der Histogramme in Bild 5.1f und g deutet auf einen Übergang vom a priori- in den Ambiguity-Bereich für

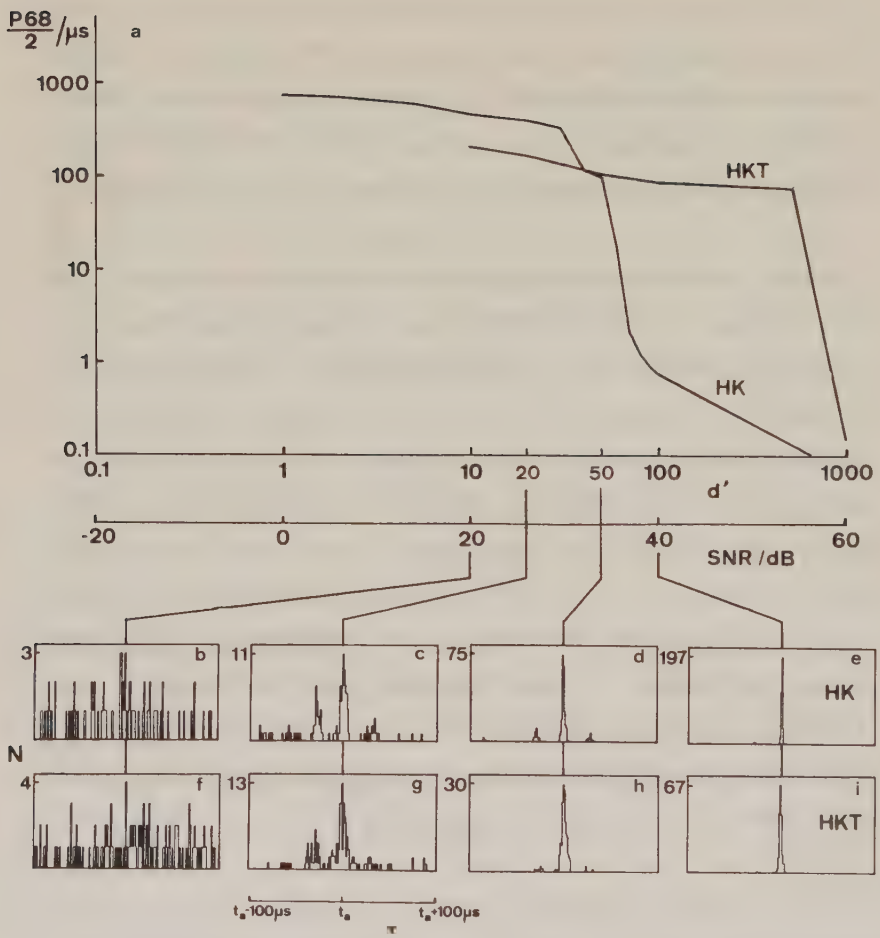


Bild 5.1: a: Genauigkeit P68/2 der Laufzeitschätzung für die Hüllkurvenempfänger ohne (HK) und mit Tiefpaß (HKT) in Abhängigkeit vom Signal/Rausch-Verhältnis (d'). Die Percentile P68 werden aus den Histogrammen b-e bzw. f-i ermittelt. In ihnen ist die Anzahl N der Schätzwerte pro 1µs-Intervall aufgetragen (Ausschnitte $\pm$100 µs um die absolute Laufzeit t_a).

d'<20 hin. Trotz der 5 kHz-Tiefpaßfilterung treten also noch Nebengipfel um t_a auf (vgl. Spektrum in Bild 3.2). Obwohl die Histogramme in h und i keine Nebengipfel um t_a zeigen, weist die geringe Anzahl genauer Schätzungen bei t_a(30 bzw. 67) darauf hin, daß außerhalb der abgebildeten Ausschnitte ($t_a \pm 100\mu s$) zumindest ein weiteres Extremum im Histogramm existiert. In dessen Umgebung liegt dann die Mehrzahl der restlichen der 400 Schätzwerte. Die mit 5 kHz Tiefpaß-geglätteten Hüllkurven belegen dies mit drei etwa gleich hohen relativen Maxima in Abständen von etwa 150 μs (Bild 3.2). Hier nicht abgebildeten Histogrammen ist zu entnehmen, daß sich die Fehler ab d'=500 auf den lokalen Bereich um t_a beschränken. Dieses Empfängermodell liefert also ein Beispiel dafür, wie die Maximumsuche bei relativ flachen Filterantworten die Schätzgenauigkeit auch bei hohen Signal/Rausch-Verhältnissen erheblich beeinträchtigen kann. (Hier bedeutet "Filter": Hüllkurvenbildung plus Tiefpaß.)

5.1.2 Hüllkurvenempfänger mit Schwelle

Im hier behandelten Modell (HKTS) folgt der Berechnung der Hüllkurve eines Echos eine 5 kHz-Tiefpaßfilterung und die Suche nach dem Zeitpunkt, an dem dieses Signal die halbe Maximalamplitude überschreitet. Dieses Konzept soll helfen, den Einfluß des Bewertungskriteriums, also Maximum versus Schwelle, abzuschätzen.

Wie die Vorhersagekurve P68/2(d') in Bild 5.2a zeigt, erhöht sich die Schätzgenauigkeit nur wenig bei steigendem Signal/Rausch-Verhältnis. Für d'>100 stellen die Percentile für diese Rechnungen kein adäquates Maß mehr für die Histogrammbreite dar, da die Percentile kleiner würden als die hier gewählte Binbreite von 5 µs.

Das Histogramm zu d'=1 (Bild 5.2b) zeigt, daß sich die Schätzgenauigkeit bereits im Bereich lokaler Fehler bewegt. Da bei d'=100 fast alle Schätzwerte die wirkliche Laufzeit t_a treffen, ist auszuschließen, daß außerhalb des Histogrammausschnitts noch Mehrdeutigkeiten vorkommen. Damit entstammen alle hier gezeigten Histogramme dem Bereich lokaler Fehler.

Dieses Ergebnis demonstriert, daß ein Hüllkurvenempfänger mit Schwellenelement bei Signal/Rausch-Verhältnissen kleiner als d'=50 Laufzeiten um mehr als eine Größenordnung genauer schätzt als ein Hüllkurvenempfänger, der seine Schätzung auf das Maximum der Hüllkurve (mit oder ohne Tiefpaßfilterung) bezieht.

5.1.3 Leistungsempfänger

Der Leistungsempfänger (LE) wichtet die zurückliegenden (quadrierten) Echoamplituden wie ein Tiefpaß erster Ordnung

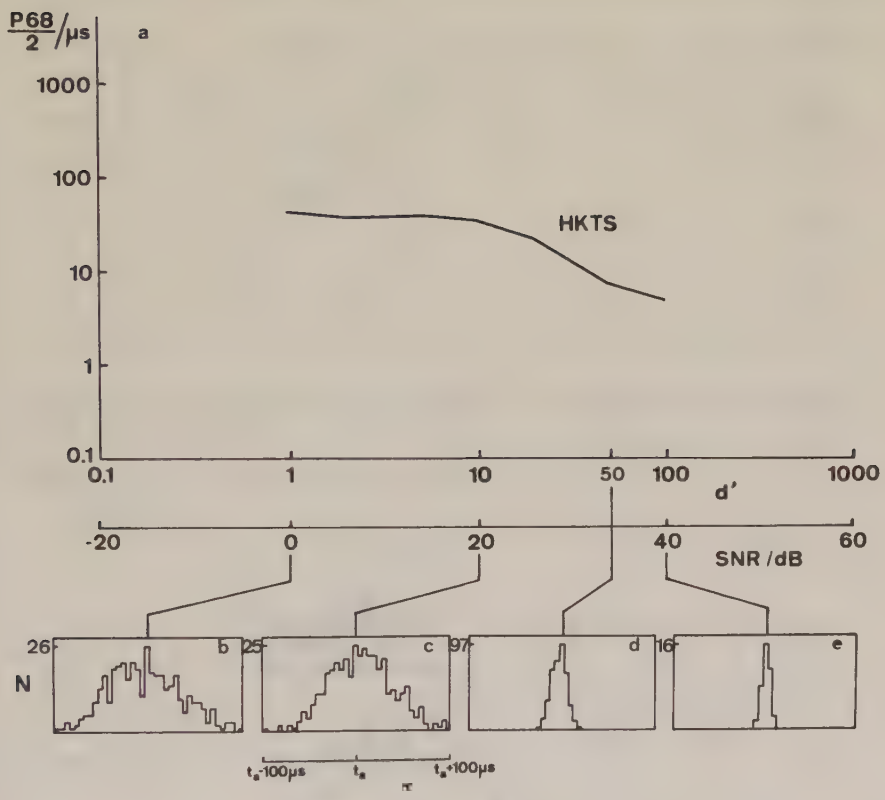


Bild 5.2: a: Genauigkeit der Laufzeitschätzung für den Hüllkurvenempfänger mit Tiefpaß und Schwelle (HKTS). In den Histogrammen b-e beträgt die Binbreite für N Schätzwerte ausnahmsweise 5 µs. t_a: absolute Laufzeit.

mit einer Zeitkonstanten von 1000 µs und summiert diese Werte zu einem Maß für die "momentane Leistung" auf. Das Maximum dieses Signals wertet er als Schätzung τ.

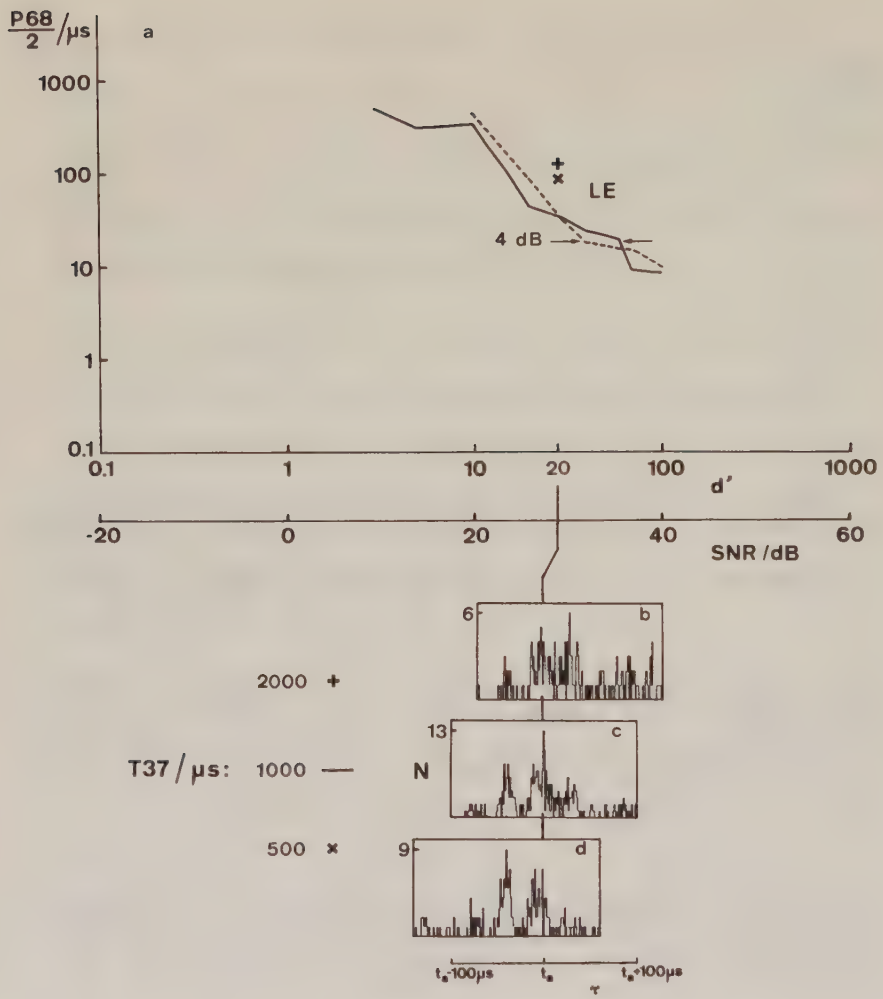


Bild 5.3: a: Genauigkeit der Laufzeitschätzung für den Leistungsempfänger (LE) (T37=1000us) mit zwei verschiedenen Lauten. b-d: Histogramme für T37=2000µs (+), 1000µs und 500µs (x) bei d'=20; N Schätzwerte pro 1µs um die absolute Laufzeit t_a.

Die durchgezogenen Linie in Bild 5.3a zeigt eine bis d'=10

konstante, darüber eine kontinuierlich erhöhte Schätzgenauigkeit. Die unterbrochene Linie gibt die Schätzleistung des Leistungsempfängers für einen weiteren Laut wieder. Offensichtlich bewirken die Lautunterschiede Abweichungen bis zu 4 dB.

In den Histogrammen heben sich ab d'=15 bei ca. $\pm$30 µs Nebengipfel heraus. Sie sind noch bei d'=100 deutlich erhalten (ohne Abbildung). Hier liegt also ein Beispiel dafür vor, wie P68/2(d') bereits vor Erreichen des Ambiguity-Bereichs abfallen kann, d.h. wie sich die Genauigkeit erhöht, während noch zahlreiche Mehrdeutigkeiten die Schätzung beeinflussen.

Dem Histogrammausschnitt für d'=20 in Bild 5.3c sind in b und d zwei weitere für Gedächtniszeiten von 500 und 2000 µs gegenübergestellt. Sie führen auf eine weniger genaue Schätzung ("+", "x" in Bild 5.3a).

Die Signalverarbeitung im Leistungsempfänger funktioniert nach einem ähnlichen Prinzip wie die des Hüllkurvenempfängers mit Tiefpaß. Beide unterscheiden sich hauptsächlich in Bezug auf die Zeitkonstante: der Leistungsempfänger hat ein fünfmal längeres Gedächtnis. Für d'>10 zeigt er eine höhere Schätzgenauigkeit als der Hüllkurvenempfänger mit Tiefpaß, weil Mehrdeutigkeiten in der Hüllkurve dessen Leistungsanstieg bis d'=500 hinauszögerten.

5.1.4 Korrelationsempfänger

Der kohärente Korrelator (KK_k) sucht das Maximum der Kreuzkorrelationsfunktion zwischen Echo und gespeichertem Laut, der semikohärente Typ (KK_s) berechnet zuvor die Hüllkurve der Kreuzkorrelation. In den Hüllkurvenkorrelatoren werden mit der gespeicherten Hüllkurve des Lautes entweder das Echo (kohärenter Typ, KHK_k) oder dessen Hüllkurve korreliert (inkohärenter Typ, KHK_i). In Bild 5.4a sind die bei der Laufzeitschätzung erzielten Genauigkeiten für diese vier Empfängerversionen zusammengestellt.

Der kohärente und der semikohärente Korrelator schätzen relativ ungenau bis d'=2, wo sich die Leistung plötzlich verbessert. Bei d'=4 haben die Percentile beider Empfänger die theoretischen Fehlerschranken σ_k und σ_s beinahe erreicht und folgen diesen Vorhersagen für höhere Signal/Rausch-Verhältnisse. Die Schätzleistung des kohärenten Hüllkurvenkorrelators ist bis d'=30 nahezu konstant. Dann tritt eine rasche Verbesserung ein. Bei d'=60 erreicht die Genauigkeit die Schranke σ_s. Die P68/2-Werte des inkohärenten Hüllkurvenkorrelators nehmen zwischen d'=5 und d'=100 gleichmäßig ab, d.h. die Genauigkeit stetig zu. Die unterbrochene Linie in Bild 5.4a gibt die von diesem Empfänger mit einem anderen Laut erreichte Schätzleistung wieder.

Bild 5.4c und d zeigen, daß Nebengipfel im Bereich $\pm 100\ \mu s$

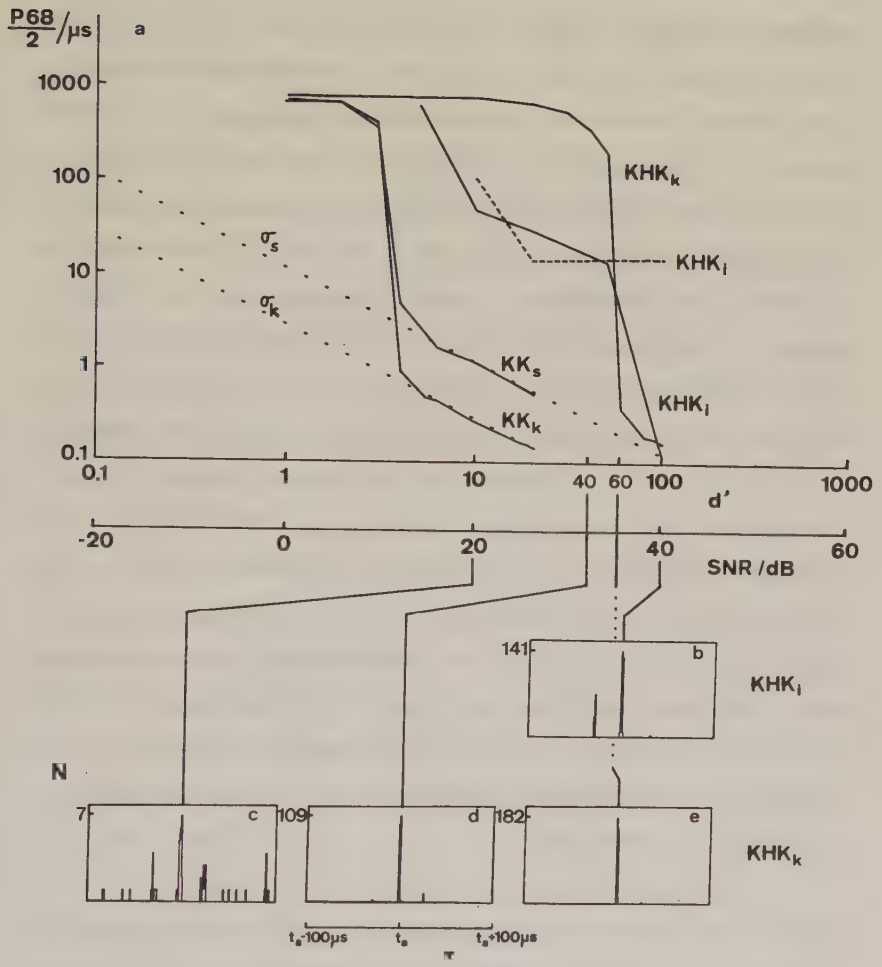


Bild 5.4: a: Genauigkeit der Laufzeitschätzung für Korrelationsempfänger. KK_k: kohärenter Korrelator, KK_s: semikohärenter Korrelator, KHK_k: kohärenter Hüllkurvenkorrelator, KHK_i: inkohärenter Hüllkurvenkorrelator. Unterbrochene Linie: KHK_i für einen anderen Laut. Zu KK_k und KK_s geben die punktierten Linien σ_k bzw. σ_s die theoretisch ermittelten Schranken für P68/2 an. Histogramme für $KHK_{i,k}$, N Schätzwerte pro 1µs um die absolute Laufzeit t_a.

um die tatsächliche Laufzeit t_a für den kohärenten Hüllkurvenkorrelator bei d'=40 gegenüber d'=10 fast verschwunden sind. Bis d'=40 liegen die P68/2-Werte trotzdem noch nahe der halben Fensterbreite (100 µs), da nur ca. 200 Schätzwerte t_a ungefähr treffen (e). Die anderen 200 Schätzungen liegen also im Histogramm außerhalb des abgebildeten Ausschnitts. Das Histogramm in Bild 5.4b zeigt für den inkohärenten Hüllkurvenkorrelator zwar noch Nebengipfel, doch liegen alle Schätzungen bereits im $\pm$100 µs-Intervall um t_a, und das Percentil ist entsprechend klein. In den Histogrammen für den kohärenten und den semikohärenten Korrelator treten Nebenmaxima bei $t_a \pm 30\mu s$ kaum hervor (ohne Abbildung). Auch eine logarithmische Transformation des Spektrums der Kreuzkorrelation, die die Frequenzen um $\pm$32 kHz stärker zur Geltung bringen sollte, kann die Nebengipfel im Histogramm nicht erhöhen (D. Menne, persönliche Mitteilung). Dieser Sachverhalt wird sich als wichtig bei der Diskussion des von Simmons (1979) geäußerten Postulats des Korrelationsempfangs bei Eptesicus erweisen.

Der Vergleich der Vorhersagekurven für die unterschiedlichen Korrelatoren zeigt, daß sich die Schätzgenauigkeit bei kohärentem und semikohärentem Empfang nahezu sprunghaft erhöht. Differenziert man dabei hinsichtlich des Vorwissens über den gesendeten Laut, hat einzig der kohärente Hüllkurvenkorrelator nur die Hüllkurve, nicht die Phasenfunktion des Lautes gespeichert. Seine Schätzungen werden auch erst ab d'>60

frei von Mehrdeutigkeiten. Bei der kohärenten und semikohärenten Kreuzkorrelation mit dem vollständig bekannten Laut tritt diese Verbesserung bereits bei d'=4 ein. Die so entstehende Stufenform in den Vorhersagekurven kann für Kreuzkorrelatoren mit der Barankin-Schranke erklärt werden (Abschnitt 3.2.3). Im Bereich lokaler Fehler stimmen die P68/2-Werte dann gut mit der Vorhersage (Abschnitt 3.2.3) überein, d.h. mit σ_k für den kohärenten und σ_s für den semikohärenten Korrelator. Mit der (inkohärenten) Korrelation der Hüllkurven vollzieht sich der Obergang in den Bereich lokaler Fehler vergleichsweise langsam.

Für d'>100 erzielen die Hüllkurvenkorrelatoren dieselbe Schätzgenauigkeit wie der semikohärente Empfänger, der sowohl den Laut mit Phasenfunktion gespeichert hat, als auch das Echo zunächst kohärent empfängt und erst nach der Kreuzkorrelation die Hüllkurve bildet. Dei Einbeziehung der Phasenfunktion, d.h. des genauen Frequenz-Zeit-Verlaufs, in die Signalverarbeitung erwirkt hier offensichtlich nur im Bereich zwischen d'=4 und d'=100 eine höhere Leistung. Daß in diesem d'-Bereich der inkohärente genauer als der kohärente Hüllkurvenkorrelator zu schätzen vermag, ist aus dem dreieckförmigen Ausgangssignal zu erklären (vgl. Bild 3.11). Dies wirkt sich bei der Maximumsuche praktisch als Wichtung aus: weiter außen im Erwartungsfenster gelegene Extrema treten mit geringerer Wahrscheinlichkeit als Schätzwert auf. Wie die unterbrochene Linie in Bild 5.4a

demonstriert, kann ein Laut mit vielen gleich hohen Extremwerten die Leistung des inkohärenten Hüllkurvenkorrelators trotzdem stark beeinträchtigen.

Bei einem nur ±100 µs breiten Erwartungsfenster würden die P68/2-Kurven der Korrelationsempfänger solange etwa konstant (≤100 µs) verlaufen, bis die in Bild 5.4a gezeigten Werte unter 100 µs absinken, und dann in diese Kurven einmünden.

5.1.5 Filterbank

Diese Modelle (FB) bestehen jeweils aus einer Bank von asymmetrischen Bandpässen, die sich in Bezug auf den Gesamtbereich und den Abstand der Bestfrequenzen, die 0-10dB-Werte der Filter und die Breite des Erwartungsfensters unterscheiden. An jedem Filter wird die Zeitdifferenz der Maxima der Antworten auf den ausgesendeten Laut und auf das rückkehrende Echo (nach Hüllkurvenbildung) gemessen. Der gemeinsame Schätzwert ist die von der Mehrzahl der Filter ermittelte Zeitdifferenz.

Bild 5.5a liefert einen Überblick über die mit den verschiedenen Filterbankversionen erreichte Schätzgenauigkeit. Auffallend ist der allen gemeinsame relativ flache Kurvenverlauf. Zwar liegen die P68/2-Werte bei d'=10 schon deutlich unter der halben Fensterbreite (auch für ±100 µs), doch

erzielt ein hundertmal größeres d' eine nur etwa zehnmal genauere Schätzung.

Für die Bank aus 8 Filtern mit Q-10dB-Werten von 10 zeigt Bild 5.5 die Histogramme für ein $\pm$1000 µs (b-d) und ein $\pm$100 µs breites Erwartungsfenster (e-g). Mit dem breiteren Fenster findet der Obergang vom a priori-Bereich in die Region lokaler Fehler demnach zwischen d'=50 und d'=100 statt, denn das Histogramm zu d'=100 fällt zum Rand des gezeigten Ausschnitts auf Null ab, und P68/2 beträgt nur noch 70 µs. Mit einem schmaleren Erwartungsfenster beginnt der Bereich lokaler Fehler bereits bei kleineren d'-Werten; für d'=50 ist das Histogramm insgesamt nur noch 60 us breit (Bild 5.5e). Unabhängig von der Fensterbreite führt die Erhöhung des Signal/Rausch-Verhältnisses auf d'=100 nicht zu einer wesentlich genaueren Laufzeitschätzung (d, g).

Vergleicht man nun die einzelnen Kurven in Bezug auf die variierten Parameter, stellt man zunächst fest, daß die Verdopplung der Filterbreite ("8B" in Bild 5.5a) unter sonst gleichen Randbedingungen die Schätzgenauigkeit nicht beeinflußt. Die ohnehin flachen Filterantworten zahlreicher Filter (vgl. Bild 3.13) dauern dann länger an, d.h. ihre Maxima könnten noch stärker streuen. Dieser Effekt gliche dann die durch die Verdopplung des Durchlasses bedingte "Zunahme an Information in jedem Filter" wieder aus.

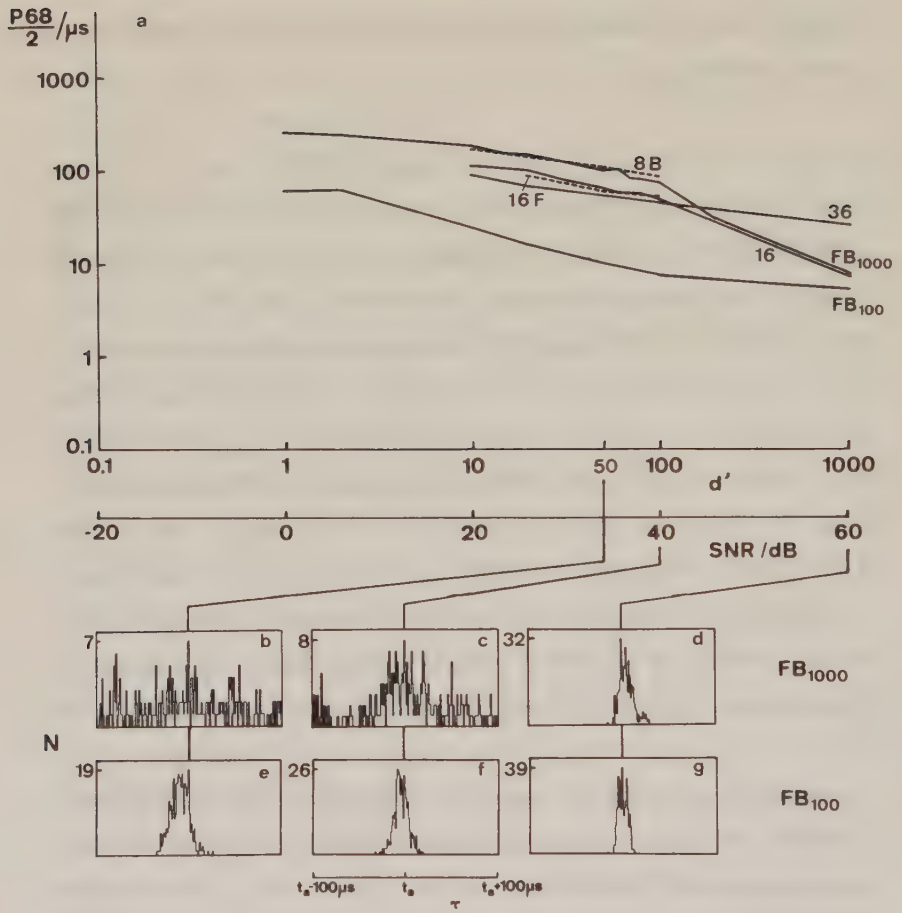


Bild 5.5: a: Genauigkeit der Laufzeitschätzung für Filterbänke. Histogramme mit N Schätzwerten pro 1µs um die absolute Laufzeit t_a für Erwartungsfenster 1000µs (b-d) und 100µs (e-g).

Bezeichnung	Q-10dB	Bestfrequenzen f_B/kHz	Δf_B/kHz	Anzahl Filter	Erwartungsfenster/µs
FB_{1000}	10	25 - 95	10	8	1000
FB_{100}	10	25 - 95	10	8	100
8B	5	25 - 95	10	8	1000
16	10	20 - 95	5	16	1000
16F	10	22 - 52	2	16	1000
36	10	24 - 94	2	36	1000

Mit kleinerem Abstand der Bestfrequenzen ("16", "36" in Bild 5.5a) erhöht sich bei sonst gleichen Parametern der Oberlapp der Filterfunktionen. Die Schätzgenauigkeit nimmt nicht in dem vielleicht erwarteten Maß zu, da die Schätzwerte der neu hinzugekommenen Filter wiederum stark streuen. So ist vermutlich der flache Verlauf der Vorhersagekurve für die 36-Filter-Version zu erklären.

Beschränkt man den Bereich der Bestfrequenzen bei 16 Filtern auf 22-52 kHz, tritt eine geringfügige Erhöhung der Schätzgenauigkeit ein ("16F" in Bild 5.5a). Dies ist mit größerem Oberlapp der Filterfunktionen ohne gleichzeitige Erhöhung der Filteranzahl zu begründen.

Nach den bisherigen Ergebnissen bestimmt für Signal/Rausch-Verhältnisse d'<1000 im wesentlichen die Breite des Erwartungsfensters die Schätzgenauigkeit an einer Filterbank. Es ist anzunehmen, daß generell bessere Leistungen erbracht würden, wenn statt des Maximums der recht flachen Filterantworten z.B. der Zeitpunkt des steilsten Anstiegs als Schätzung gewertet würde. Weiterhin sollte man bedenken, daß auch 36 eine im Vergleich zum biologischen System äußerst geringe Anzahl von Filtern darstellt.

Zusammenfassung "Laufzeit-Schätzung"

Die doppeltlogarithmische Auftragung der Histogrammbreite P68/2 in Abhängigkeit vom Signal/Rausch-Verhältnis als $d'=\sqrt{2E/N_o}$ ergibt ein Maß für die Genauigkeit der Laufzeitschätzung bei einzelnen Empfängersystemen. Die Zusammenstellung der Empfängerleistungen in Bild 5.6 läßt folgende Tendenzen erkennen:

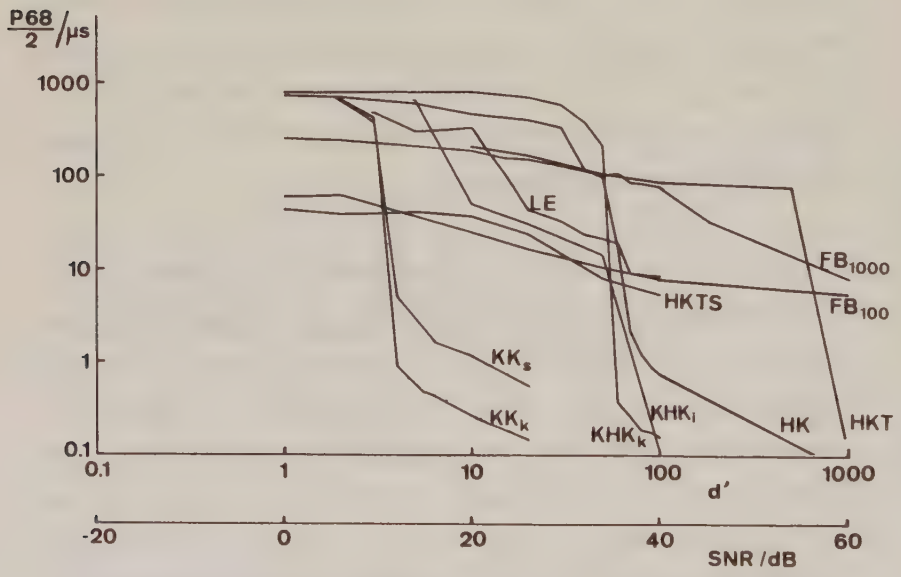


Bild 5.6: Genauigkeit P68/2 der Laufzeitschätzung in Abhängigkeit vom Signal/Rausch-Verhältnis d' für unterschiedliche Empfängermodelle: Hüllkurvenempfänger ohne (HK) und mit Tiefpaß (HKT) und mit Tiefpaß und Schwelle (HKTS), Leistungsempfänger (LE), kohärenter (KK_k) und semikohärenter Korrelator (KK_s), kohärenter (KHK_k) und inkohärenter Hüllkurvenkorrelator (KHK_i), Filterbänke für Erwartungsfenster 1000µs (FB_{1000}) und 100µs (FB_{100}).

Empfänger, die das Maximum eines Signals suchen, das hohe Frequenzen enthält, verbessern ihre Leistung sprunghaft mit wachsendem d'. Dies gilt für die kohärenten (KK_k) und semikohärenten Korrelatoren (KK_s) und den Hüllkurvenempfänger ohne Tiefpaß (HK). Für größere d'-Werte wird die Schätzgenauigkeit dann jeweils durch den lokalen Fehler bestimmt, für den die Theorie obere Schranken angibt (σ_k bzw. σ_s in Bild 5.4).

Sucht eine Instanz im Empfänger das Maximum bei einer glatteren Funktion, nimmt die Schätzgenauigkeit dagegen gleichmäßig zu. Diese Beobachtung trifft z.B. für den Leistungsempfänger, den inkohärenten Hüllkurvenkorrelator, die Hüllkurvenempfänger mit Tiefpaß und die Filterbänke zu.

Zieht man als Schätzwert nicht das Maximum der Filterantwort heran, sondern den Zeitpunkt, zu dem die halbe Maximalamplitude überschritten wird, bewirkt dies zumindest für den Hüllkurvenempfänger mit Tiefpaß eine zehnmal höhere Schätzgenauigkeit.

5.2 Prädiktionskurven $\Delta t_s(d')$ und $\Delta t_j(d')$

5.2.1 Laufzeitdifferenz

Um die Leistung der Empfängermodelle bei der Schätzung von

Laufzeitdifferenzen (vgl. Simmons 1973) für unterschiedliche Signal/Rausch-Verhältnisse vorherzusagen, wurden aus den gespeicherten 400 Schätzwerten für ein festes d' je 2 zufällig ausgewählt und dem ersten ein Δt addiert. Einer korrekten Entscheidung entspricht der Fall

$$\tau_1 + \Delta t > \tau_2.$$

In 1 µs-Schritten wurde für Δt-Werte von 0 bis 500 µs der Prozentsatz P_c korrekter Entscheidungen ermittelt. $P_c(d')$ simuliert eine psychometrische Kurve. Aus ihr gewinnt man den Schwellenwert Δt_s, für den $P_c(\Delta t_s)=0.75$ gilt. Um die Genauigkeit der Δt_s-Bestimmung zu erhöhen, wurde die Schrittweite dort auf 0.01 µs reduziert, wo P_c mit zunehmendem Δt zum ersten Mal 0.75 erreichte. Da die simulierten Kurven stark verrauscht erscheinen, besteht eine Tendenz zu kleineren Δt_s-Werten. Bild 5.7 zeigt ein extremes Beispiel.

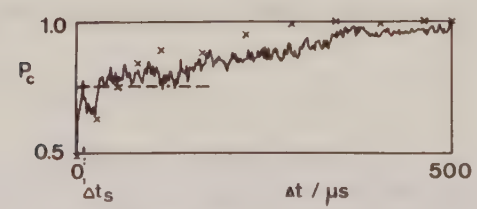


Bild 5.7: Schwellenwert Δt_s aus der simulierten psychometrischen Kurve an der Stelle $P_c=0.75$. Der gezackte Verlauf verursacht einen zu kleinen Δt_s-Wert.

In den Abbildungen der simulierten psychometrischen Kurven sind von Simmons (1973) experimentell ermittelte Daten für spätere Vergleiche mit x markiert.

5.2.1.1 Hüllkurvenempfänger

Die in Bild 5.8 dargestellten Prädiktionskurven zeigen, wie genau Hüllkurvenempfänger bei einem simulierten Experiment nach Simmons (1973) Laufzeitdifferenzen messen würden. Nach anfänglich flachem Kurvenverlauf verbessert der Hüllkurvenempfänger ohne Tiefpaß (HK) seine Leistung zwischen d'=30 und d'=100 recht schnell, das Modell mit Tiefpaß (HKT) etwas langsamer für d'>100. Für d'>300 nähern sich die Prädiktionskurven an.

Die simulierten psychometrischen Kurven zeigen, wie mit wachsendem d' aus dem kontinuierlichen Anstieg von P_c (Bild 5.8b, c, e) stufenförmige Kurven hervorgehen (d, f, g). Mehrdeutigkeiten im Ausgangssignal des Filters wirken sich beim Hüllkurvenempfänger mit Tiefpaß besonders deutlich aus: sobald Δt so groß wird wie der Abstand der Nebenmaxima in der Hüllkurve des ungestörten Lautes, wächst P_c steil bis zum nächsten Plateau an.

Der Vergleich der in Bild 3.1 und 3.2 abgebildeten Hüllkurven mit und ohne Tiefpaßfilterung erklärt die Abweichung der

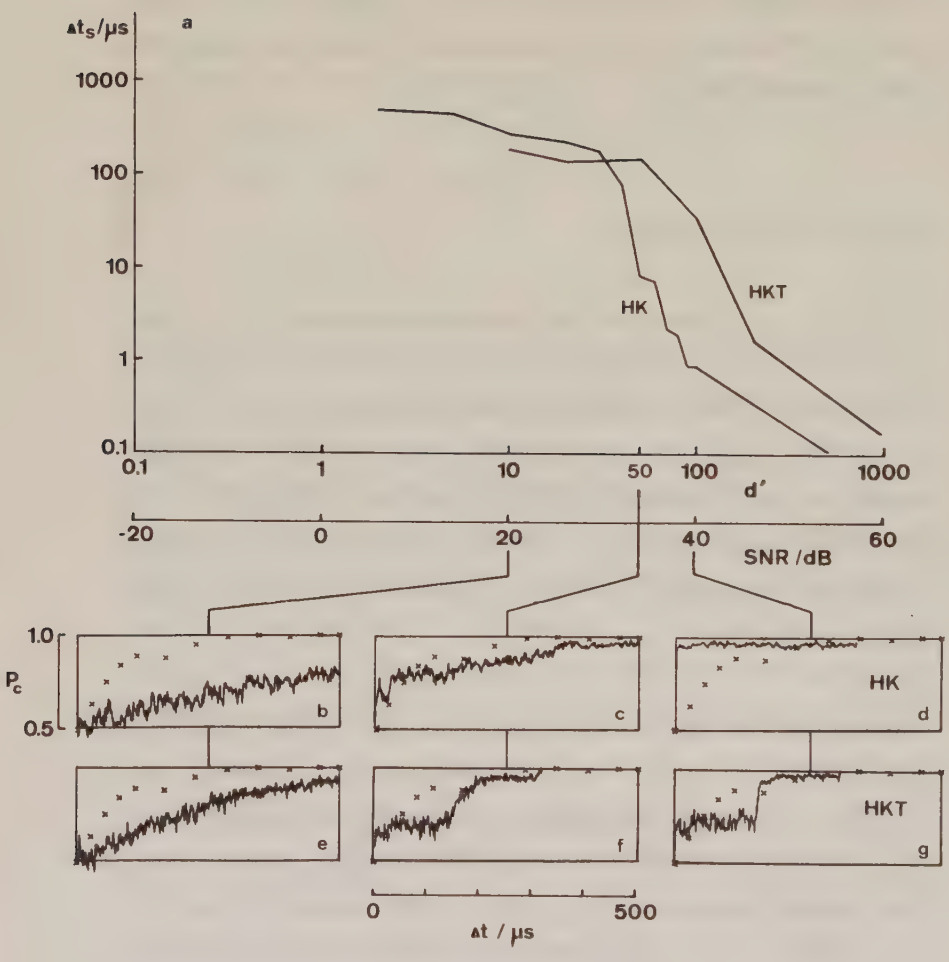


Bild 5.8: a: Genauigkeit Δt_s der Laufzeitdifferenzschätzung für den Hüllkurvenempfänger ohne (HK) und mit Tiefpaß (HKT). Ermittlung der Prädiktionskurven aus den 75%-Werten der simulierten psychometrischen Kurven P_c (HK: b-d, HKT: e-g).

Prädiktionskurven der beiden Empfängerversionen. Mit der

Glättung erhalten drei relative Maxima gleiche Amplitude, was sich schließlich für die Leistung dieses Modells bei d' zwischen 30 und 300 nachteilig auf die Schätzgenauigkeit auswirkt.

5.2.1.2 Hüllkurvenempfänger mit Schwelle

Der Hüllkurvenempfänger mit Tiefpaß, der die Laufzeit beim Oberschreiten eines Schwellenwertes stoppt (HKTS), erbringt im Laufzeitdifferenzexperiment ab d'=1 zunächst etwa konstante und ab d'=10 zunehmend bessere Leistung (Bild 5.8a).

Die simulierten psychometrischen Kurven (Bild 5.9b-d) verlaufen relativ glatt. Nebenmaxima in der Hüllkurve wirken sich bei diesem Schwellenkriterium nicht aus. Daher entstehen auch keine Stufen in P_c.

5.2.1.3 Leistungsempfänger

Die vom Leistungsempfänger (LE) im Laufzeitdifferenzexperiment erzielte Genauigkeit ist bis d'=10 konstant und nimmt dann kontinuierlich zu (Bild 5.10a). Für die beiden Laute, mit denen das Modellverhalten getestet wurde, ergibt sich eine maximale Differenz von 3 dB im Signal/Rausch-Verhältnis. Ein kürzeres oder längeres Ge-

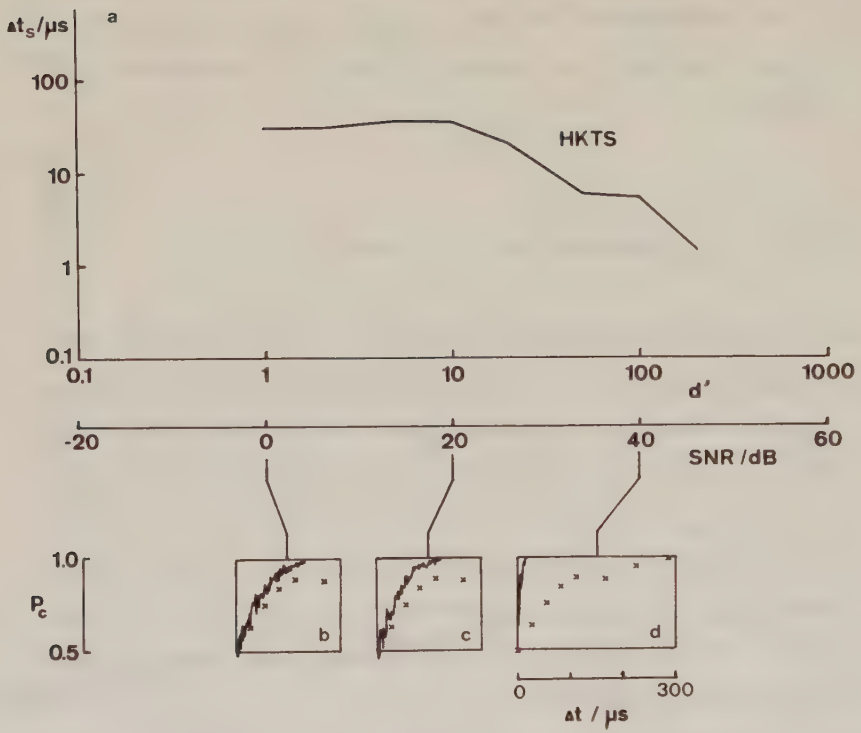


Bild 5.9: a: Genauigkeit Δt_s der Laufzeitdifferenzschätzung für den Hüllkurvenempfänger mit Tiefpaß und Schwelle (HKTS). b-d: simulierte psychometrische Kurven P_c.

dächtnis für Echoamplituden ("+" in Bild 5.10a) führt nicht zu einer besseren Leistung.

Da die Ausgangsfunktionen in diesem Empfänger hohe Frequenzen kaum noch beinhalten (vgl. Bild 3.5), spielen Nebenmaxima keine Rolle. Die simulierten psychometrischen Kurven

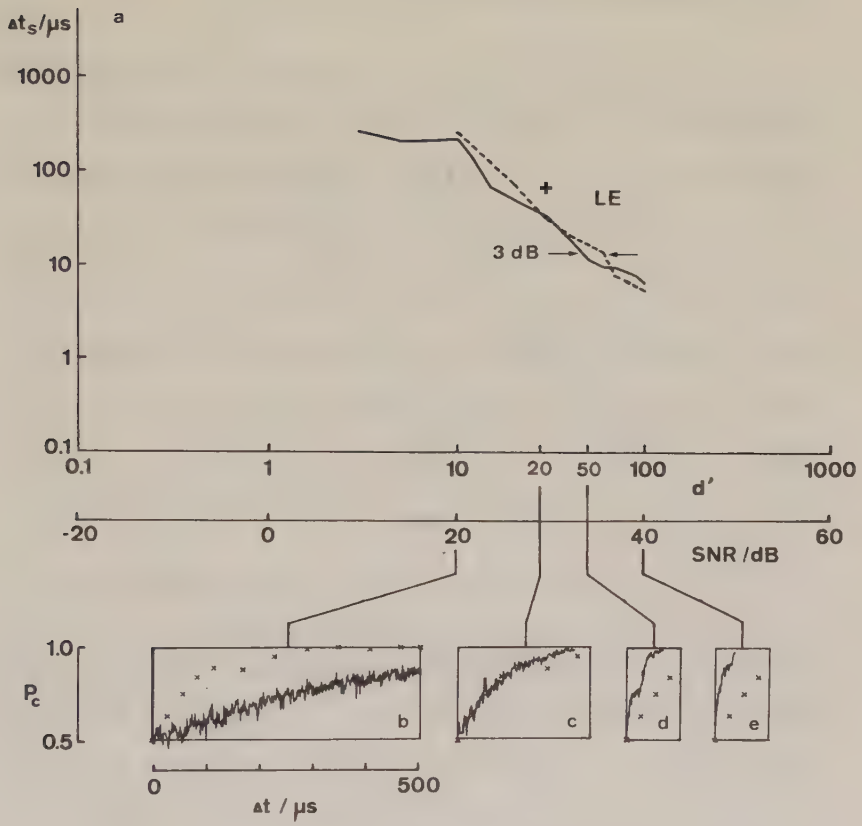


Bild 5.10: a: Genauigkeit Δt_s der Laufzeitdifferenzschätzung für den Leistungsempfänger (LE) mit zwei verschiedenen Lauten. b-e: simulierte psychometrische Kurven P_c.

verlaufen daher streng monoton, d.h. sie weisen keine Stufen auf (Bild 5.10b-e).

5.2.1.4 Korrelationsempfänger

Bild 5.11 faßt die Ergebnisse der Simulationen für die Korrelatormodelle zusammen. Der kohärente (KK_k) und der semikohärente Korrelator (KK_s) zeigen im Laufzeitdifferenzexperiment eine sprunghafte Leistungsverbesserung bei d'=4. Für d'>5 erbringt der semikohärente Empfänger bei einer fast zehnmal größeren Laufzeitdifferenz erst die gleiche Leistung wie der kohärente. Während der inkohärente Hüllkurvenkorrelator (KHK_i) seine Schätzgenauigkeit kontinuierlich steigert, vollzieht sich die Verbesserung beim kohärenten Hüllkurvenkorrelator (KHK_k) sehr schnell zwischen d'=40 und 60.

Aufgrund zahlreicher Nebengipfel in den Histogrammen weisen die psychometrischen Kurven der Kreuzkorrelatoren häufig noch für hohe Signal/Rausch-Verhältnisse Plateaux auf. Liegen die Stufen oberhalb von P_c=0.75, spiegelt sich dieser Effekt nicht mehr in Δt_swieder (Bild 5.12), während ein Plateau zwischen 0.5 und 0.75 zu einer drastischen Erhöhung von Δt_s führen kann.

Der Vergleich zwischen Bild 5.11 und 5.4a zeigt, daß die Prädiktionskurven der einzelnen Korrelatoren relativ zueinander gleich verlaufen wie die P68/2-Kurven, die ein Maß für die Breite der Histogramme lieferten. Um absolute Schätzwerte Δt vorherzusagen, muß man sich jedoch auf die Prädiktionskurven beziehen.

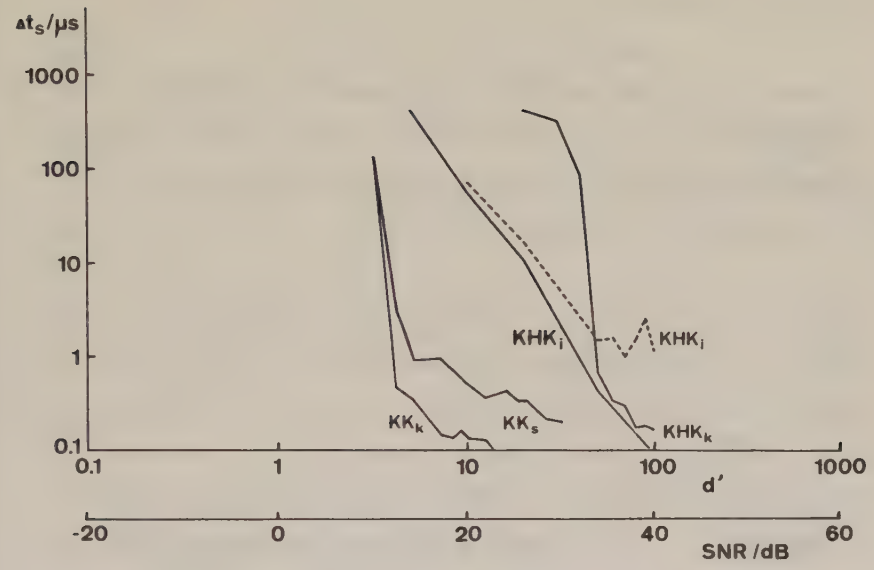


Bild 5.11: a: Genauigkeit Δt_s der Laufzeitdifferenzschätzung für den kohärenten (KK_k) und den semikohärenten Korrelator (KK_s) sowie für den kohärenten (KHK_k) und den inkohärenten Hüllkurvenkorrelator (KHK_i, auch mit einem anderen Laut, unterbrochene Linie).

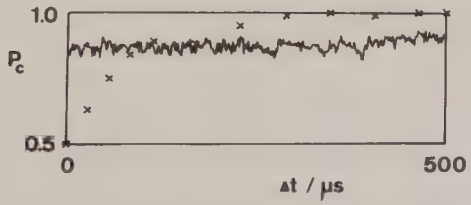


Bild 5.12: Simulierte psychometrische Kurve für den kohärenten Hüllkurvenkorrelator (KHK_k) zu d'=60.

5.2.1.5 Filterbank

In Bild 5.13a sind die Prädiktionskurven für Filterbänke mit Q-10dB-Werten von 10 dargestellt. Auch in dem Experiment zur Laufzeitdifferenzschätzung nimmt die Leistung der einzelnen Modelle nur langsam mit d' zu.

Da die Histogramme keine Mehrdeutigkeiten aufweisen, ist die Form aller simulierten psychometrischen Kurven relativ glatt.

Wie bei den Korrelatoren stehen die Prädiktionskurven der Filterbänke in gleicher Beziehung zueinander wie die P68/2-Kurven. Da die Variation des Q-10dB-Wertes (doppeltbreiter Durchlaßbereich) ebenso wie die Begrenzung des Frequenzbereichs (nur Fundamentalkomponente) auch bei der Laufzeitdifferenzschätzung keine bedeutenden Änderungen der Leistung hervorriefen, wurden ihre Prädiktionskurven nicht dargestellt.

Bild 5.13a zeigt, daß für d'<100 die Größe des Erwartungsfensters gegenüber der Variation der Filterzahl (8;36) den Einfluß auf die Schätzleistung dominiert. Bis d'=1000 findet eine Annäherung der Prädiktionskurven statt.

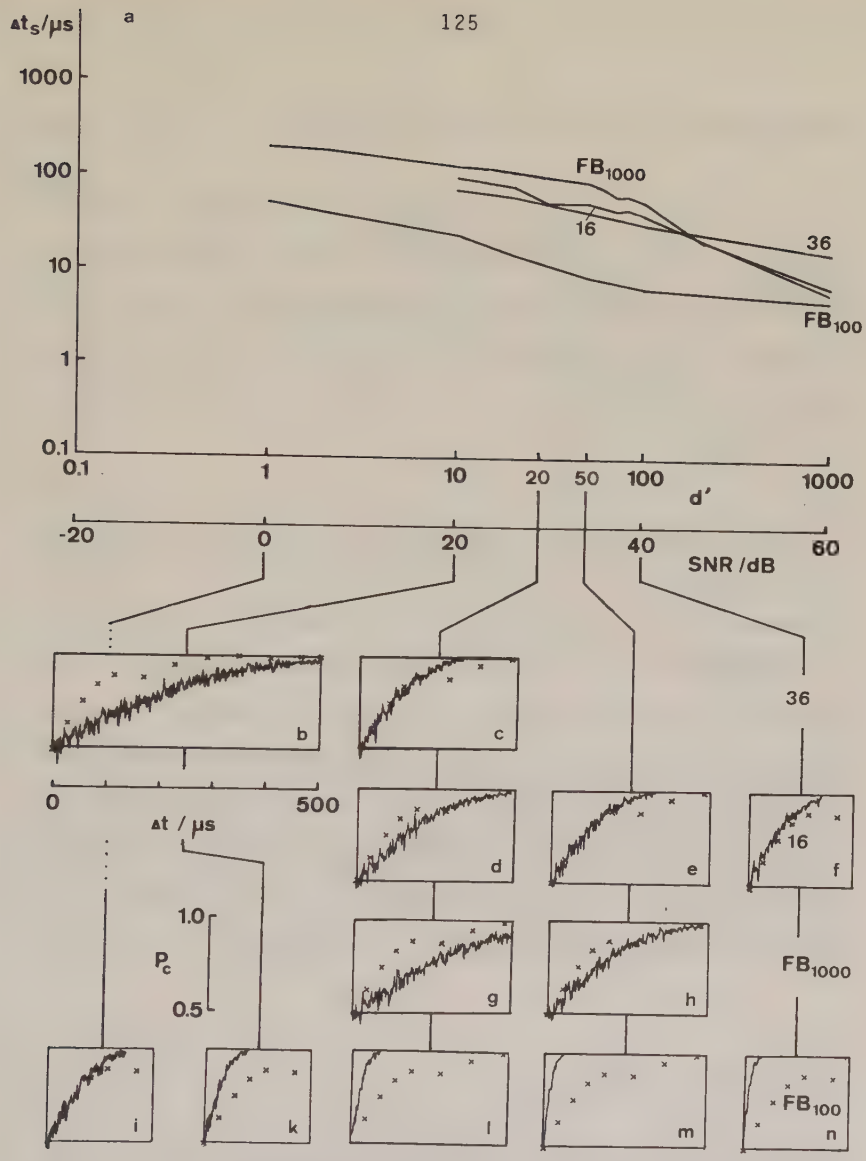


Bild 5.13: a: Genauigkeit Δt_s der Laufzeitdifferenzschätzung für Filterbänke. b-n: Beispiele zu simulierten psychometrischen Kurven P_c.

Bezeichnung	Q-10dB	Bestfrequenzen f_B/kHz	Δf_B/kHz	Anzahl Filter	Erwartungsfenster/μs
FB_{1000}	10	25 - 95	10	8	1000
FB_{100}	10	25 - 95	10	8	100
16	10	20 - 95	5	16	1000
36	10	24 - 94	2	36	1000

Zusammenfassung "Laufzeitdifferenz-Schätzung"

Die Simulationen zum Laufzeitdifferenzexperiment ergeben Prädiktionskurven $\Delta t_s(d')$ (Bild 5.14). Der relative Verlauf entspricht prinzipiell dem der Vorhersagekurven P68/2(d'). Für einen qualitativen Vergleich von Empfängerleistungen sind daher die Aussagen in der Zusammenfassung zur Laufzeitschätzung übertragbar.

Für die Einordnung der von Simmons experimentell ermittelten Schätzgenauigkeit von 53 µs (1973, S. 161 und Fig. 16) für ein Signal/Rausch-Verhältnis $d' \geq 30$ muß man sich allerdings auf Absolutwerte der Prädiktionskurven beziehen. Bei dem Vergleich stellt sich heraus, daß alle untersuchten Empfänger im hier simulierten Experiment mindestens eine etwa gleich gute Leistung erbringen (z.B. die Filterbank mit einem $\pm$1000 µs breiten Erwartungsfenster). Einige Empfängersysteme schätzen Laufzeitdifferenzen bei d'=30 jedoch bereits um Größenordnungen genauer als Eptesicus.

5.2.2 Laufzeitjitter

Zur Simulation des Laufzeitjitter-Experiments (vgl. Simmons 1979) wurden zu einem festen d' 100mal je 4 der gespeicherten 400 Schätzwerte zufällig ausgewählt und so kombiniert, daß eine korrekte Entscheidung hier

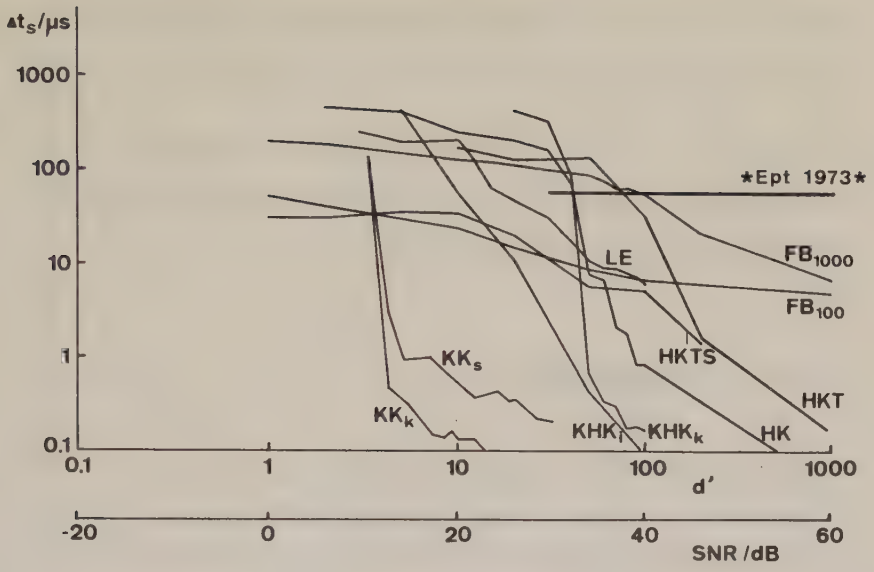


Bild 5.14: a: Genauigkeit Δt_s der Laufzeitdifferenzschätzung in Abhängigkeit vom Signal/Rausch-Verhältnis d' für unterschiedliche Empfängermodelle: Hüllkurvenempfänger ohne (HK) und mit Tiefpaß (HKT) und mit Tiefpaß und Schwelle (HKTS), Leistungsempfänger (LE), kohärenter (KK_k) und semikohärenter Korrelator (KK_s), kohärenter (KHK_k) und inkohärenter Hüllkurvenkorrelator (KHK_i), Filterbänke für Erwartungsfenster 1000μs (FB_{1000}) und 100μs (FB_{100}). Waagrechte Linie "Ept 1973": von Simmons (1973) mit Eptesicus fuscus experimentell ermittelter Wert (58 μs).

$$(\tau_1 + \Delta t) - \tau_2 > \tau_3 - \tau_4$$

bedeutete. In Schritten von 1 μs wurde für Δt von 0 bis 100 μs der Anteil P_c korrekter Entscheidungen ermittelt. Die Reduktion der Schrittweite auf 0.01 μs in der Umgebung des 75%-Wertes sollte die Präzision der Schwellenbestimmung Δt_j erhöhen. Die Abbildungen zeigen jeweils einige der Kur-

ven für $\Delta t \leq 50 \mu s$ und die daraus konstruierten Prädiktionskurven, in denen Δt_j-Werte kleiner als 100 µs zugelassen waren.

Zum Vergleich sind in den Abbildungen der simulierten psychometrischen Kurven die von Simmons (1979) experimentell ermittelten Daten mit x eingezeichnet.

5.2.2.1 Hüllkurvenempfänger

In Bild 5.15a sind die Prädiktionskurven der beiden Hüllkurvenempfänger für das Jitterexperiment aufgetragen. Bei dem Modell ohne Tiefpaß (HK) sinken die Δt_j-Werte zwischen d'=50 von ca. 100 µs auf etwa 1 µs. Ab d'=100 erhöht sich die Genauigkeit weniger schnell. Die Schätzgenauigkeit am Hüllkurvenempfänger mit Tiefpaß (HKT) ist zunächst nur wenig höher als 100 µs. Ab d'=200 tritt jedoch eine Verbesserung ein, so daß beide Empfängerversionen bei d'=1000 etwa gleiche Schätzleistung erbringen.

Die simulierten psychometrischen Kurven (Bild 5.15b-g) demonstrieren die Abnahme des 75%-Wertes mit wachsendem d'. Sie zeigen zugleich, daß bei großem d' einem steilen Anstieg von P_c ausgeprägte Plateaux folgen können (c, g). Diese sind wie in den Simulationen zum Laufzeitdifferenzexperiment auf Mehrdeutigkeiten zurückzuführen.

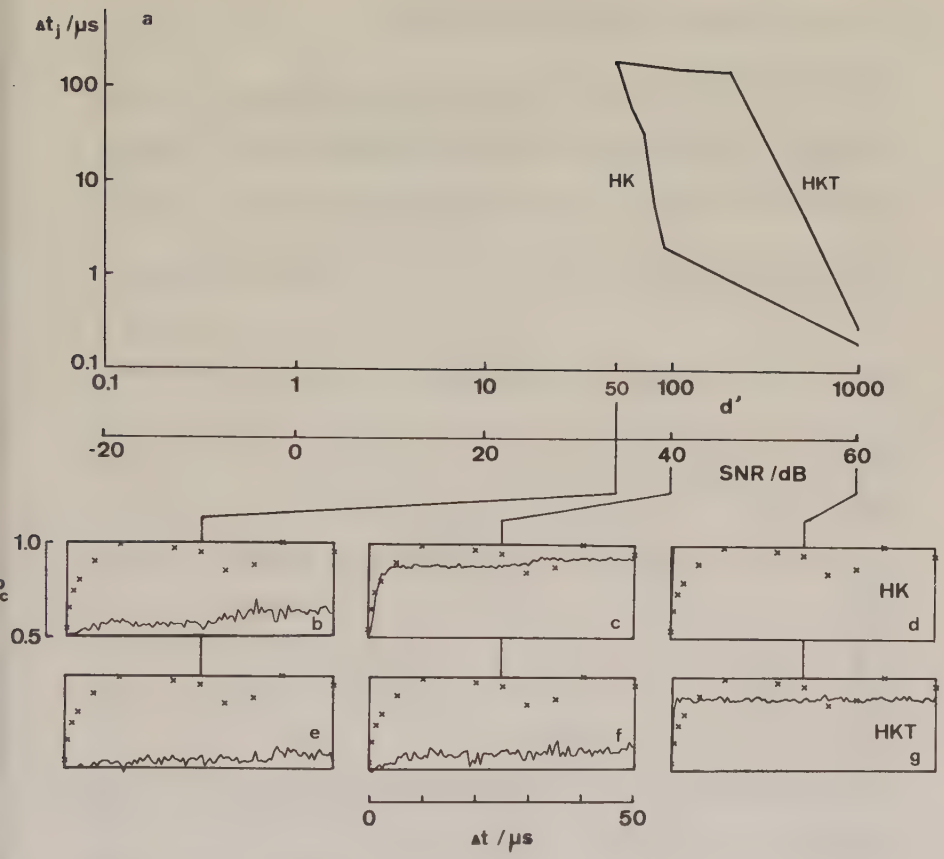


Bild 5.15: a: Genauigkeit Δt_j der Laufzeitjitterschätzung für den Hüllkurvenempfänger ohne (HK) und mit Tiefpaß (HKT). Ermittlung der Prädiktionskurven aus den 75%-Werten der simulierten psychometrischen Kurven P_c (HK: b-d, HKT: e-g).

5.2.2.2 Hüllkurvenempfänger mit Schwelle

Die Prädiktionskurve für den Hüllkurvenempfänger mit Tiefpaß und Schwelle (HKTS) ist in Bild 5.16a dargestellt. In einem Laufzeitjitterversuch wäre Δt_j bei d'=10 bereits kleiner als 100 µs. Ein solches System würde die Schätzgenauigkeit mit zunehmendem Signal/Rausch-Verhältnis kontinuierlich erhöhen.

Bild 5.16b und c geben zwei Beispiele simulierter psychome-

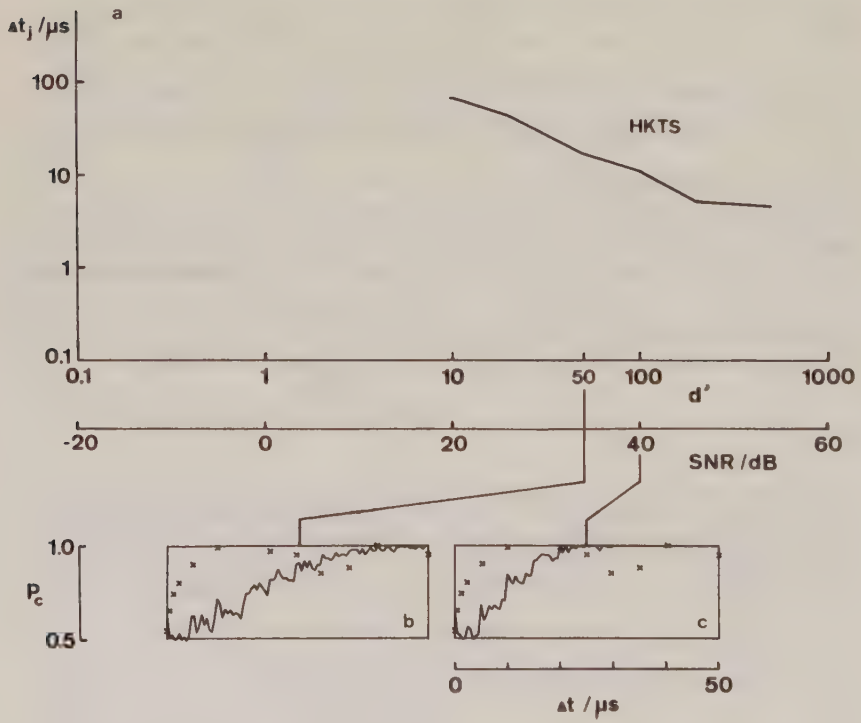


Bild 5.16: a: Genauigkeit Δt_j der Laufzeitjitterschätzung für den Hüllkurvenempfänger mit Tiefpaß und Schwelle (HKTS). b, c: simulierte psychometrische Kurven P_c.

trischer Kurven wieder. Für dieses Modell wurden die Schätzwerte weniger präzise bestimmt als die Maxima in den anderen Simulationen. Aus diesem Grund sind die P_c-Verläufe weniger glatt und 75%-Werte zu großem d' nicht mit ausreichender Genauigkeit angebbar.

5.2.2.3 Leistungsempfänger

Die Prädiktionskurve in Bild 5.17a sagt für den Leistungsempfänger (LE) eine kontinuierlich zunehmende Genauigkeit bei der Schätzung eines Laufzeitjitters vorher. Die unterbrochene Linie gibt die von diesem Modell mit einem anderen Laut erzielte Leistung wieder.

In der simulierten psychometrischen Kurve für d'=50 (Bild 5.17b) ist noch ein aus Mehrdeutigkeiten erklärbares Plateau angedeutet, das bis d'=100 verschwindet (c). Mit einem anderen Laut würde dieser Empfänger eine bestimmte Schätzgenauigkeit bei einem um maximal 4 dB unterschiedlichen Signal/Rausch-Verhältnis erreichen.

5.2.2.4 Korrelationsempfänger

Bild 5.18a liefert einen Oberblick über die von Korrelationsempfängern in den Simulationen erzielte Genauigkeit der

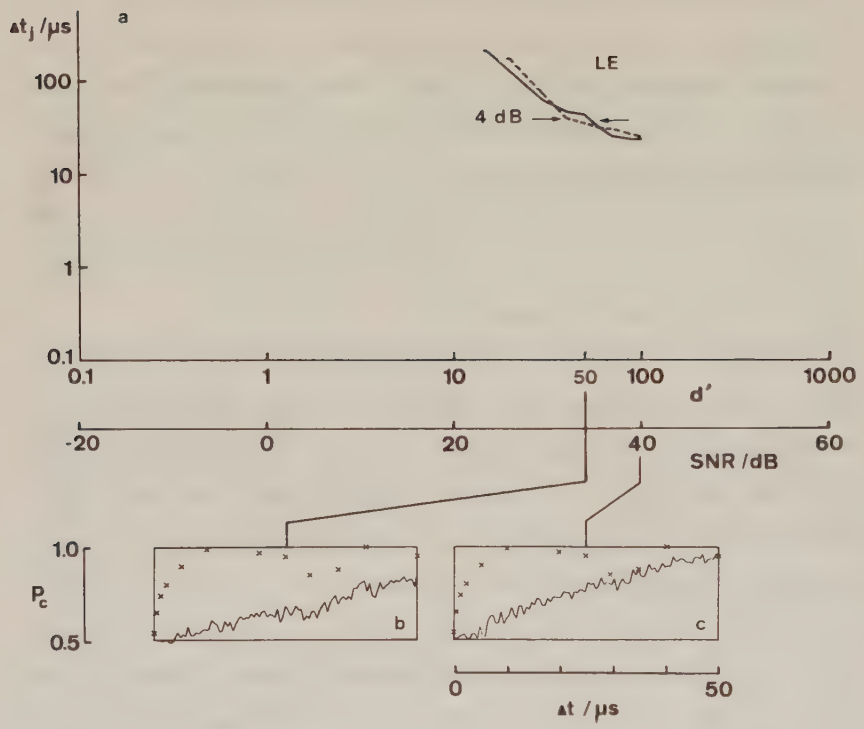


Bild 5.17: a: Genauigkeit Δt_j der Laufzeitjitterschätzung für den Leistungsempfänger mit zwei verschiedenen Lauten. b, c: simulierte psychometrische Kurven P_c.

Laufzeitjitterschätzung. Der kohärente (KK_k) und der semikohärente Korrelator (KK_s) verbessern ihre Leistung zunächst relativ schnell bis d'=5. Für d'>5 nimmt die Genauigkeit weniger rasch zu. Beim inkohärenten Hüllkurvenkorrelator erhöht sich die Schätzgenauigkeit verhältnismäßig kontinuierlich zwischen d'=10 und 100. Δt_j<100µs wird vom kohä-

renten Hüllkurvenkorrelator (KHK_k) erst bei d'≅60 erreicht. Dann setzt jedoch eine sprunghafte Leistungsverbesserung ein, bevor die Genauigkeit ab d'=70 dann weniger schnell zunimmt. Die unterbrochene Linie wurde für den inkohärenten Hüllkurvenkorrelator (KHK_i) mit einem anderen Laut gewonnen. Sie verläuft ab d'=20 waagrecht, d.h. die Schätzgenauigkeit bleibt bis d'=100 konstant.

Die simulierten psychometrischen Kurven in Bild 5.18b-d demonstrieren, wie der steile Abfall der Prädiktionskurve des kohärenten Hüllkurvenkorrelators verursacht wird. Bei d'=50 bewirken Mehrdeutigkeiten zunächst ein Plateau bei $P_c \cong 0.65$. Das Kriterium $P_c = 0.75$ wird erst bei einem Δt_j erreicht, das außerhalb des abgebildeten Δt-Ausschnitts ($\leq 50\ \mu s$) liegt. Für d'=70 hat sich die Stufe auf 0.85 erhöht, so daß bei d'≅ 60 $P_c = 0.75$ plötzlich bei sehr kleinem Δt_j überschritten wird.

Mehrdeutigkeiten beeinflussen offensichtlich auch die Schätzleistung des inkohärenten Hüllkurvenkorrelators sehr stark. Während sich die Schätzgenauigkeit zwischen d'=10 und 20 mit beiden Lauten in ähnlicher Weise erhöht, bleibt sie in einem Fall (unterbrochene Linie in Bild 5.18a) konstant bis d'=100. Im zugehörigen Histogramm dominieren in diesem d'-Bereich noch Nebengipfel bei $\pm 30\ \mu s$ (vgl. Bild 5.4e).

Vergleicht man die vier Korrelatormodelle, ergibt sich auch

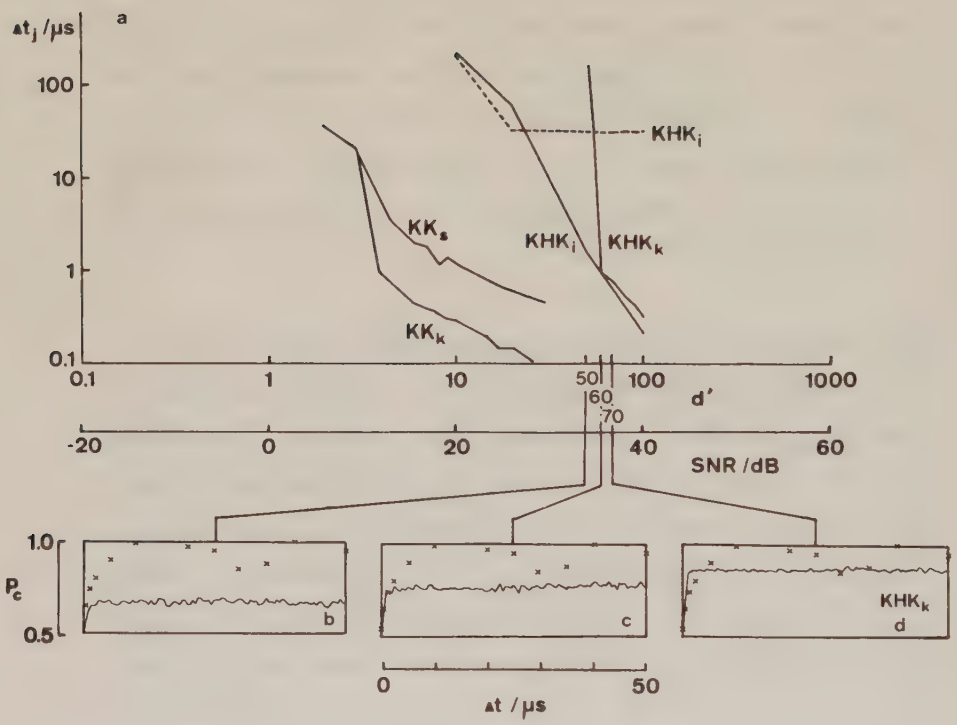


Bild 5.18: a: Genauigkeit Δt_j der Laufzeitjitterschätzung für den kohärenten (KK_k) und den semikohärenten Korrelator (KK_s) sowie für den kohärenten (KHK_k) und den inkohärenten Hüllkurvenkorrelator (KHK_i, auch mit einem anderen Laut, unterbrochene Linie).

für die Prädiktionskurven im simulierten Jitterexperiment bei der grafischen Darstellung die gleiche Relation zueinander wie für die Schätzung von Laufzeiten oder Laufzeitdifferenzen.

5.2.2.5 Filterbank

Die von den Filterbankmodellen erreichte Leistung im simulierten Jitterexperiment zeigt Bild 5.19a. Die Prädiktionskurven der drei Versionen mit einem $\pm$1000 μs breiten Erwartungsfenster liegen zwischen d'=10 und 1000 dicht beieinander: bei einem festen d' unterscheiden sich die Δt_j-Werte höchstens um den Faktor 2. Die Prädiktionskurven verlaufen für alle Filterbänke relativ flach, auch für das Modell mit dem Erwartungsfenster von $\pm$100 μs. Die mit Hilfe doppeltbreiter Filter (Q-10dB=5) oder nur aus der Fundamentalkomponente des Lautes ermittelten Prädiktionskurven wurden nicht grafisch dargestellt. Diese Variationen ergaben auch hier dieselben Tendenzen wie in der Simulation des Experimentes zur Laufzeitschätzung.

Anhand von Bild 5.19b, c und e lassen sich die simulierten psychometrischen Kurven zu d'=1000 vergleichen. Bei 16 Filtern kommen noch Fehlschätzungen vor, die betragsmäßig größer sind als 20 μs. So entsteht das Plateau bei P_c=0.85 in Bild 5.19b. Bei 8 Filtern sind Fehler in diesem lokalen Bereich weitgehend ausgeschlossen, und P_c strebt für Laufzeitjitter 20 μs 100% zu (Bild 5.19c). Die Kurve in d stellt eine simulierte psychometrische Kurve für ein sehr hohes Signal/Rausch-Verhältnis von d'=10000 dar. Die bei einem kleinerem Erwartungsfenster simulierte psychometrische Kurve (e) zeigt bei d'=1000 noch eine endliche Anstiegszeit

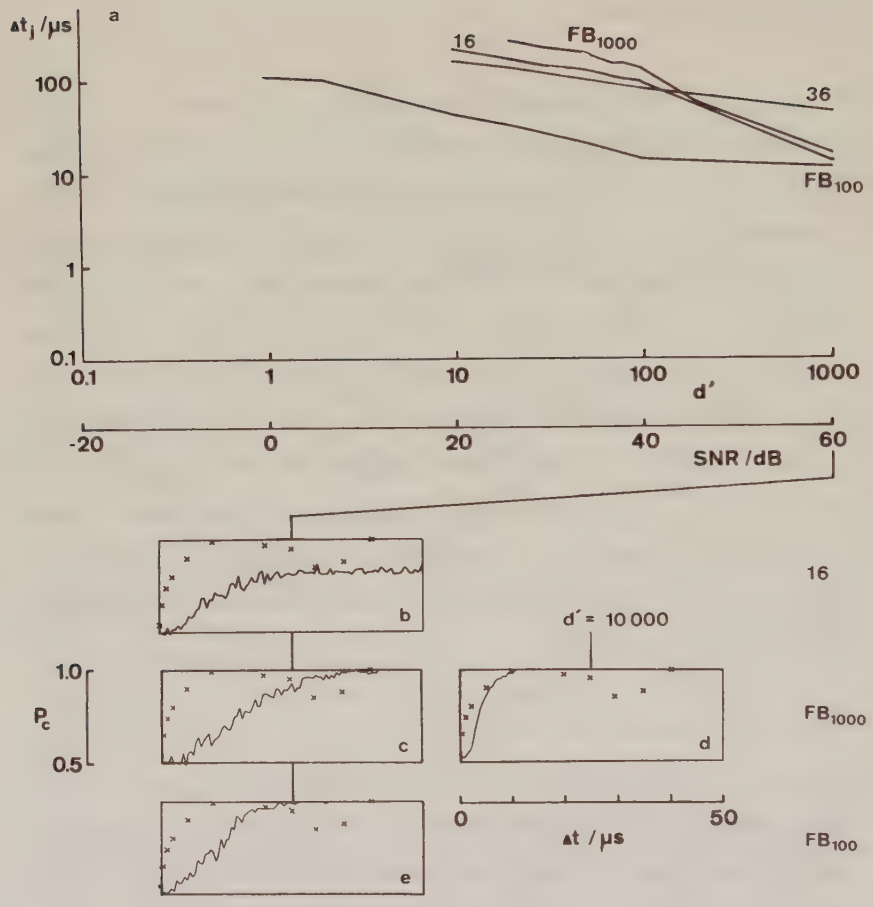


Bild 5.19: a: Genauigkeit Δt_j der Laufzeitjitterschätzung für Filterbänke. b-e: Beispiele zu simulierten psychometrischen Kurven P_c.

Bezeichnung	Q-10dB	Bestfrequenzen f_B/kHz	Δf_B/kHz	Anzahl Filter	Erwartungsfenster/µs
FB_{1000}	10	25 - 95	10	8	1000
FB_{100}	10	25 - 95	10	8	100
16	10	20 - 95	5	16	1000
36	10	24 - 94	2	36	1000

in P_c. Dies bewirkt den sehr flachen Verlauf der Prädiktionskurve für dieses Filterbankmodell.

Wie in den beiden zuvor simulierten Experimenten kann im Intervall zwischen d'=10 und 1000 nur die Verkleinerung des Erwartungsfensters eine bedeutend genauere Jitterschätzung hervorrufen. Bei d'=1000 nähern sich die Prädiktionskurven für das Erwartungsfenster von $\pm$100 und $\pm$1000 µs an. Für den Bereich, innerhalb dessen bei den Filterbankmodellen andere Parameter variiert wurden, konnte keine prägnante Leistungsänderung bei der Schätzgenauigkeit erzielt werden.

Zusammenfassung "Laufzeitjitter-Schätzung"

Die Zusammenstellung der Prädiktionskurven in Bild 5.20 zeigt für das Jitterexperiment wiederum den gleichen relativen Verlauf wie schon vorher für die Simulationen zu Laufzeit und Laufzeitdifferenz. Für qualitative Vergleiche gelten daher die Aussagen in der Zusammenfassung zur Laufzeitschätzung.

Die Gegenüberstellung der Prädiktionskurven zum Laufzeitdifferenz- und zum Jitterexperiment ergibt für die Mehrzahl der Modelle eine etwa um den Faktor 2 genauere Schätzung von Laufzeitdifferenzen. Absolutwerte sind auch dann zu berücksichtigen, wenn experimentelle Daten in die Ergebnisse von

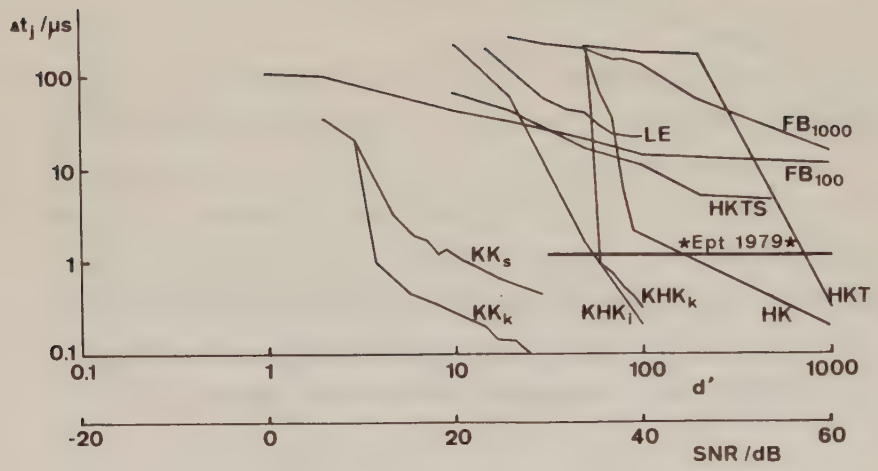


Bild 5.20: a: Genauigkeit Δt_j der Laufzeitjitterschätzung in Abhängigkeit vom Signal/Rausch-Verhältnis d' für unterschiedliche Empfängermodelle: Hüllkurvenempfänger ohne (HK) und mit Tiefpaß (HKT) und mit Tiefpaß und Schwelle (HKTS), Leistungsempfänger (LE), kohärenter (KK_k) und semikohärenter Korrelator (KK_s), kohärenter (KHK_k) und inkohärenter Hüllkurvenkorrelator (KHK_i), Filterbänke für Erwartungsfenster 1000µs (FB_{1000}) und 100µs (FB_{100}). Waagrechte Linie "Ept 1979": von Simmons (1979) mit Eptesicus fuscus experimentell ermittelter Wert (1.2 µs).

Modellsimulationen einzuordnen sind. Simmons (1979) fand in einem Dressurversuch mit Eptesicus fuscus Δt_j=1.2µs (waagrechte Linie in Bild 5.20). Geht man davon aus, daß das Signal/Rausch-Verhältnis in diesem Experiment größer war als d'=30 (Vergleich von Abbildungen aus den Arbeiten von Simmons (1971, 1973) mit aufgenommenen Ortungslauten, die im

Rechner mit Rauschen überlagert wurden), erreichen nur der kohärente und der semikohärente Kreuzkorrelator die Leistung des biologischen Systems. Die Hüllkurvenkorrelatoren schätzen Laufzeitjitter erst für d'>50, der Hüllkurvenempfänger ohne Tiefpaß für d'>100 besser als die Fledermaus. Die Hüllkurvenempfänger mit Tiefpaß (Maximums- oder Schwellenkriterium) und der Leistungsempfänger würden diese Leistung höchstens bei d'>500 erbringen. Mit einer der hier simulierten Filterbänke kann die im Experiment beobachtete Schätzgenauigkeit nicht erklärt werden.

6. Diskussion

In diesem Kapitel sollen die in Dressurversuchen mit Fledermäusen ermittelten Daten zur Genauigkeit der Laufzeitdifferenz- und Laufzeitjitterschätzung (Simmons 1973, 1979) mit Ergebnissen der Computersimulationen dieser Experimente für verschiedene Empfängermodelle verglichen werden. Grundsätzliche Bemerkungen dazu betreffen die Vergleichbarkeit zwischen gemessenen Kennlinien biologischer Systeme und berechneten Prädiktionskurven. Abgesehen von diesem vom äußeren Rauschen abhängigen Leistungsvergleich kann man auch die Formen psychometrischer Kurven aus einer Wahldressur den berechneten gegenüberstellen. Mit Hilfe dieser beiden Vergleichsmethoden wird versucht, den Kreis von Empfängermodellen, die ähnliche Leistungen wie Fledermäuse erbringen, einzuengen.

Häufig verbindet man die Beurteilung von Modellen für das Hörsystem mit der Frage nach einer Signalanalyse im Frequenz- oder im Zeitbereich. Diese oft ausschließend benutzte Einordnung soll im zweiten Abschnitt kritisch hinterfragt werden.

Da die bisher vorliegenden Versuchsdaten keine eindeutigen Schlüsse auf Empfangsprinzipien bei Laufzeitschätzungen erlauben, sind klärende Experimente notwendig. Vorschläge dazu führt der dritte Abschnitt an.

Weiterhin erfolgen Hinweise auf verwandte Fragestellungen zur Signalverarbeitung im Hörsystem, die man ebenfalls mit den hier angewandten Methoden theoretisch bearbeiten könnte.

6.1 Einordnung experimenteller Daten

6.1.1 Prädiktionskurven

In den von Simmons (1973, 1979) durchgeführten Versuchen wurde das Signal/Rausch-Verhältnis nicht kontrolliert. Unter der Annahme eines konstanten äußeren Rauschens würde es in aufeinanderfolgenden Echos variieren, wenn die Fledermaus den Schalldruckpegel der Ortungssignale veränderte. Es ist jedoch anzunehmen, daß die Fledermaus relativ stereotype Laute ausgesendet hat. Nach dem Vergleich von veröffentlichten Abbildungen (Simmons 1971, 1973) mit im Labor aufgenommenen und im Rechner mit Rauschen überlagerten Ortungslauten (vgl. Bild 3.1) zu urteilen, war das Signal/Rausch-Verhältnis vermutlich stets größer als 30 dB, d.h. $d'>30$. Die experimentell ermittelten 75%-Werte $\Delta t_s=58\ \mu s$ der psychometrischen Kurven für Laufzeitdifferenz (Simmons 1973, S. 161 und Fig. 16) bzw. $\Delta t_j=1.2\ \mu s$ für Laufzeitjitter wurden zum Vergleich in die entsprechenden Abbildungen des fünften Kapitels eingezeichnet (Bilder 5.14 und 5.20).

Liegen den Computersimulationen die gleichen äußeren Randbedingungen zugrunde wie den Dressurversuchen, stellen die Prädiktionskurven eine obere Schranke für die Leistung eines biologischen Systems dar, das nach denselben Empfangsprinzipien arbeitet. Unter der Annahme, daß ein bestimmtes Empfängermodell realisiert sei, soll nun diskutiert werden, unter welchen Umständen gemessene Daten dennoch von den Vorhersagen abweichen können.

Ist die beobachtete Leistung schlechter als theoretisch möglich, könnte die Diskrepanz z.B. auf internes Rauschen zurückgeführt werden oder darauf, daß das Tier einen bestimmten Parameter im Echo nicht auswertete, z.B. den Phasenwinkel. In diesem Fall vergleicht man aber mit einem anderen Modell. Dessen Prädiktionskurve müßte dann in Bezug zur biologischen Kennlinie gesetzt werden.

Zeigt der biologische Empfänger eine bessere Leistung, so kann das biologische System eventuell mehr Informationen extrahieren. Vor einer endgültigen Verwerfung der Modellhypothese sollte in einem solchen Fall gepfrüft werden, ob die Fledermaus vor einer Entscheidung mehrmals orten durfte (2-20 Laute nach Simmons 1979). Dann erzielt sie unter Umständen mehr korrekte Antworten, als unter der Bedingung, daß sie den positiven und den negativen Reiz vor einer Entscheidung nur einmal hören dürfte. Sie zeigte also eine bessere Leistung, obwohl sie Informationen nach demselben

Prinzip wie das postulierte Modell verarbeitet. Wenn im Versuch die Mitarbeit eines Tieres bei einer beschränkten Anzahl Reize nicht mehr gewährleistet wäre, müßten die Empfängermodelle daran angepaßt werden (sequentielle Entscheidungstheorie; Wald 1947; Birdsall and Roberts 1965). Ober die Art und Weise, wie Fledermäuse die Information aus aufeinanderfolgenden Echos kombinieren, kann nur spekuliert werden.

Wie die Simulationen zeigten, kann die Breite des Erwartungsfensters den Verlauf von Prädiktionskurven stark beeinflussen. So ist z.B. die Relation zwischen Fensterbreite und Ambiguity-Bereich von d' wichtig, da mit einem schmalen Fenster Fehlschätzungen aufgrund von Mehrdeutigkeiten ausgeschlossen werden könnten. Ober die Existenz und Größe eines Erwartungsfensters bei Fledermäusen lassen sich keine Aussagen machen.

Aus dem Vergleich der Prädiktionskurven der beiden Hüllkurvenempfänger, die die berechnete Hüllkurve tiefpaßfiltern und dann entweder das Maximum suchen oder den Zeitpunkt, an dem die halbe Maximalamplitude überschritten wird, geht hervor, wie stark die Schätzleistung von diesem Kriterium abhängt. Welches Verfahren eine Fledermaus anwendet, kann nicht beurteilt werden.

Stimmt die Kennlinie eines biologischen Systems mit einer

bestimmten Prädiktionskurve überein, ist jedoch nicht gewährleistet, daß das zugehörige Modell tatsächlich realisiert ist. Zieht man die bisher genannten Aspekte in Betracht, könnte der biologische Empfänger z.B. durch mehrmaliges Orten und/oder ein schmaleres Erwartungsfenster die Leistung eines Systems zeigen, das ohne diese Hilfen gleich gut schätzt. Auch der umgekehrte Fall ist nicht auszuschließen: das biologische System wird z.B. durch internes Rauschen in der Weise gestört, daß die experimentell ermittelte Kennlinie mit der eines Modells übereinstimmt, das schlechtere Schätzungen abgibt als der ungestörte biologische Empfänger.

Der Vergleich des von Simmons im Laufzeitdifferenzexperiment ermittelten 58 µs-Wertes mit den entsprechenden Prädiktionskurven (Bild 5.14) hat ergeben, daß alle hier simulierten Modelle mindestens die gleiche Leistung erbringen würden. Dieses Resultat läßt keine Schlüsse auf die Realisierung eines bestimmten Empfängermodells zu.

Die vom Tier im Laufzeitjitterversuch erzielte Genauigkeit von 1.2 µs (Simmons 1979) wird von dem kohärenten (KK_k) und dem semikohärenten Korrelator (KK_s) übertroffen. Die Hüllkurvenkorrelatoren (KHK_k, KHK_i) und der Hüllkurvenempfänger ohne Tiefpaß (HK) erreichen die Leistung der Fledermaus bei $d' \cong 100$ (Bild 5.20). Modelle, in denen hohe Frequenzen ($\cong$32 kHz) im Signal am Empfängerausgang unterdrückt wurden,

erreichen den 1.2 µs-Wert gar nicht oder erst bei großem d'.

Bisher läßt die Gegenüberstellung der experimentell ermittelten Werte zur Schätzgenauigkeit (Simmons 1973, 1979) und der Prädiktionskurven noch keine Folgerungen auf Verarbeitungsprinzipien zu. Der Vergleich legt jedoch nahe, kohärente oder semikohärente Kreuzkorrelation bei Laufzeitdifferenz- und Jitterschätzungen durch das Sonarsystem von Eptesicus mit hoher Wahrscheinlichkeit auszuschließen, da diese Empfängermodelle eine um Größenordnungen bessere Leistung erbrächten.

Eine Möglichkeit, zu differenzierten Aussagen zu gelangen, wäre ein Jitterexperiment, in dem die Schätzgenauigkeit für ein breites d'-Intervall ermittelt würde. An Stelle der Einordnung eines einzigen Wertes wie hier könnte dann der gesamte Verlauf der biologischen Kennlinie in die Interpretation der Daten einbezogen werden.

Dennoch bleibt die Differenzierung mit Hilfe von Prädiktionskurven aufgrund von experimentell nicht kontrollierbaren Faktoren wie dem internen Rauschen, dem Erwartungsfenster oder dem Kriterium bei der Zeitmessung fragwürdig, und es müssen neue Konzepte zu Verhaltensversuchen gefunden werden.

6.1.2 Psychometrische Kurven

Für das Laufzeitjitterexperiment liefert die Form der psychometrischen Kurve einen Ansatzpunkt zur Empfängerdifferenzierung. Experimentell wurde bei einem Laufzeitjitter von 30 us ein Leistungseinbruch verzeichnet (Simmons 1979; vgl. Bild 4.4). Daraus schließt Simmons (1979, 1980) auf die Existenz eines kohärenten Kreuzkorrelators bei der Jitterschätzung von Eptesicus. Seiner Ansicht nach spiegelt die Form der psychometrischen Kurve unmittelbar das Ausgangssignal eines solchen Filters, nämlich die Kreuzkorrelationsfunktion, wieder. Eine solche Folgerung ist jedoch nicht hinreichend, da aus den vorliegenden Simulationen hervorgeht, daß einerseits andere Modelle viel stärker ausgeprägte Nebengipfel in Histogrammen aufweisen und Nebengipfel andererseits Stufen und keine Leistungseinbrüche in den simulierten psychometrischen Kurven verursachen. Diese beiden Punkte sollen nun näher ausgeführt werden.

In den Simulationen zeigen die Histogramme für alle Empfängermodelle außer der Filterbank und den Hüllkurvenempfängern mit Tiefpaßfilterung mehr oder weniger stark ausgeprägte Nebenmaxima, teilweise über weite d'-Intervalle. Ursache dafür sind hochfrequente Beiträge in den Ausgangssignalen dieser Empfänger. Dagegen existieren gerade beim kohärenten und beim semikohärenten Korrelator relativ niedrige Nebengipfel und dies nur in einem sehr schmalen d'-Bereich. Da

in Simmons' Versuchen das Signal/Rausch-Verhältnis vermutlich weit außerhalb dieses Ambiguity-Intervalls der beiden Kreuzkorrelatoren lag, sollen hier vorzugsweise Empfänger betrachtet werden, die über ein breites d'-Intervall Nebengipfel im Histogramm aufweisen. Das gilt für den Leistungs- und den Hüllkurvenempfänger ohne Tiefpaß sowie für den inkohärenten Hüllkurvenkorrelator. Dieses Resultat ist später dem aus dem Kennlinienvergleich gegenüberzustellen.

Bedingt durch die in den Simulationen vorgegebenen Entscheidungsformeln äußern sich diskrete Nebengipfel in den psychometrischen Kurven als Stufe zwischen zwei Plateaux und nicht als Absinken der Anzahl P_c korrekter Entscheidungen. Dies gilt unabhängig von der Höhe der Nebengipfel der Histogramme. Zur Demonstration wurde im Rechner eine Datenbasis von 400 Schätzwerten erzeugt, die zu je einem Drittel die richtige Laufzeit angaben oder um $\pm$15 µs abwichen (Bild 6.1a). Die zugehörige psychometrische Kurve für das Jitterexperiment weist drei Stufen im Abstand von je 15 µs auf. Trotz hoher Nebengipfel im Histogramm entstehen nach der in den Simulationen zugrunde gelegten Strategie also keine Leistungseinbrüche, sondern Stufen.

Alternativ zur Entscheidungsstrategie in den simulierten Gedankenexperimenten soll eine Möglichkeit aufgezeigt werden, die im Dressurversuch zu einem Leistungseinbruch führen könnte. Es gelte die Annahme, daß die Fledermaus mit dem

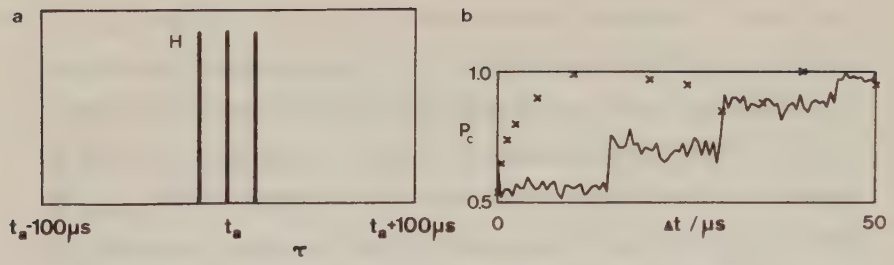


Bild 6.1: Histogramm H (a) und simulierte psychometrische Kurve P_c für den Versuch zum Laufzeitjitter Δt_j (b) für eine künstlich erzeugte Datenbasis von 400 Schätzwerten τ.

negativen Reiz ein "deutlich strukturiertes" Histogramm gleichsetzt (Bild 6.2a), mit dem positiven Reiz ein durch die Jitter-Verschiebung "verschmiertes" (Oberlagerung zweier um Δt verschobener Histogramme, Bild 6.2b). Eine Verteilung der Schätzwerte auf deutlich getrennte Bereiche würde nur dann auftreten, wenn der Jitter gleich dem Seitengipfelabstand wäre (Bild 6.2c). In diesem Fall könnte es zu einer Verwechslung zwischen positivem und negativem Reiz kommen und die Fehlerhäufigkeit daraufhin zunehmen.

Für den Laufzeitjitterversuch (Simmons 1979) lautet das Fazit aus dem Vergleich des 1.2 µs-Wertes mit den Prädiktionskurven und Überlegungen zum Leistungseinbruch in der psychometrischen Kurve bei 30 µs:

Unter der Annahme einer alternativen Entscheidungsstrategie

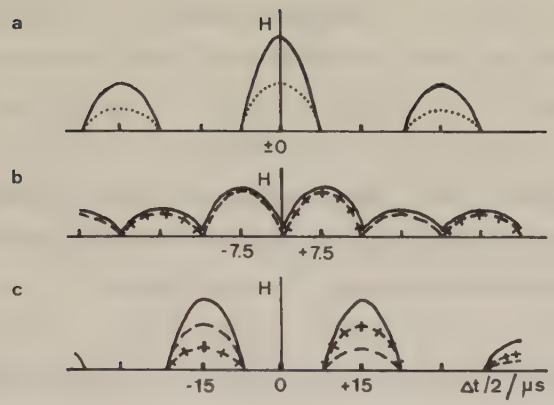


Bild 6.2: Histogramme H für verschiedene Laufzeitjitter $\pm\Delta t/2$ relativ zur absoluten Laufzeit: "deutlich strukturiert" für ±0µs (a) und ±15µs (c), "verschmiert" für ±7.5µs (b). "++++" für $+\Delta t/2$, "----" für $-\Delta t/2$.

auf der Basis von Histogrammen würden der Leistungsempfänger, der Hüllkurvenempfänger ohne Tiefpaß und der inkohärente Hüllkurvenkorrelator eine mindestens ebenso gute Leistung erbringen wie eine Fledermaus (Simmons 1979). Diese Empfänger gehören zu den Systemen, die auf die Kenntnis des expliziten Frequenz-Zeit-Verlaufs im Echo verzichten. Jedoch müssen die Antworten auf ein Echo noch hohe Frequenzen enthalten, denn ein Hüllkurvenempfänger, in dem das Maximum nach einer 5 kHz-Tiefpaßfilterung gesucht wird, kann die beobachtete Leistung nicht erbringen. Gleichzeitig impliziert diese Forderung nach "Feinstruktur" im Signal am Ausgang des Filters, daß diese Leistung mit konstantfrequenten Lauten nicht erbracht werden kann, da deren berechnete Hüll-

kurve glatt verläuft. Um die beobachtete Leistung zu zeigen, müßten die genannten Empfänger also ein breitbandiges Signal benutzen.

Die Untersuchungen haben jedoch ergeben, daß der kohärente oder der semikohärente Korrelator mit hoher Wahrscheinlichkeit als Empfängermodelle nicht in Frage kommen.

Zu Beginn dieses Abschnitts wurde erläutert, unter welchen Umständen beim Tier eine bessere oder schlechtere Leistung zu beobachten ist, als es der Prädiktionskurve des Modells entspräche, das tatsächlich im biologischen System realisiert ist. Somit kann theoretisch auch die Verwirklichung von Modellen nicht mit Sicherheit ausgeschlossen werden, die im Jitterexperiment nicht mit einer Genauigkeit von 1.2 µs schätzen. Um eindeutige Aussagen über Empfangsprinzipien zu erhalten, müssen daher geeignete Experimente konzipiert werden (vgl. Abschnitt 6.3).

6.2 Zeit- oder Frequenzanalyse?

Zahlreiche Modellbildungen zu Sonarempfängern berücksichtigen den Aufbau des peripheren Hörsystems aus einer Bank frequenzselektiver Neurone. Damit wird häufig die Frage nach Informationsverarbeitung im Frequenz- oder im Zeitbereich verbunden. Dieser Abschnitt betrachtet verschiedene Empfän-

gerhypothesen unter diesem Aspekt.

Eine Analyse im Zeitbereich liegt an allen im folgenden Einzelfilter genannten Empfängern vor, etwa einem Kreuzkorrelator oder einem Hüllkurvenempfänger. Eine Zeitmessung rein im Frequenzbereich nehmen z.B. ein Spektrenanalysator (Johnson and Titlebaum 1976; Johnson 1980) oder ein Cepstrum vor (Bogert et al. 1963). Dabei ist die kohärente Wahrnehmung sowohl des Echos als auch des ausgesendeten Pulses notwendige Voraussetzung. Im gemeinsamen Spektrum entstehen Extrema im Abstand $1/t_a$, wenn t_a die Zeitdifferenz zwischen Puls und Echo ist. Für große Laufzeiten können zum einen die Extrema so dicht liegen, daß sie Auflösungsprobleme bereiten. Andererseits erscheint dieses Modell deswegen nur für kleine Luafzeiten akzeptabel, da die Speicherung des exakten Amplitudenverlaufs des Lautes bis nach dem Eintreffen des Echos im biologischen System als unwahrscheinlich gilt.

Als Kompromiß kombiniert Beuter (1980) Zeitanalyse für Laufzeiten größer als 100 µs mit Frequenzanalyse für kleinere Werte zu einem Modell des Hörsystems.

Die hier untersuchten Filterbankmodelle nehmen insofern eine Zwischenstellung ein, als sich an die Bandpaßfilterung bei unterschiedlichen Bestfrequenzen eine Zeitanalyse in der Form "Messen einer Zeitdifferenz zwischen zwei relativen

Antwortmaxima" anschließt. Dieses Verfahren umgeht zugleich die bei Einzelfilterung auftretende Problematik, den Startzeitpunkt für eine Zeitmessung festzulegen. Außerdem steht es in Einklang mit neurophysiologischen Ergebnissen, in denen auf Einzelzellniveau im Inferior Colliculus von zwei Myotisarten eine mit der Signalemission synchronisierte Aktivität beobachtet wurde (Suga 1970).

Auch Simmons (1980, S. 708) kombiniert Zeit- und Frequenzanalyse in dem Modell einer Filterbank, die eine nicht näher definierte "Art von Autokorrelation" durchführen soll. Die Ausgänge dieser neuronalen Filter würden sich auf der Verarbeitungsstufe des Inferior Colliculus auf eine Reihe von Neuronen verteilen, die diesmal nicht frequenz-, sondern laufzeitspezifisch antworten. So könnte zeitabhängige Information in höhere Zentren und zum auditorischen Cortex gelangen.

In der Diskussion einer neueren Version dieses Modells (Simmons and Kick 1984) wird es allerdings der Analyse im Zeitbereich zugeordnet (S. 607), da es "Periodizitäten" mißt. Damit ist das getrennte Vorkommen bestimmter Frequenzen im Laut und im Echo gemeint.

Das von Altes vorgeschlagene Modell eines Spektrogrammkorrelators eignet sich auch für Laufzeitschätzungen (Altes 1980a). Allerdings räumt Altes ein, daß es in einem biolo-

gischen System kaum zu verwirklichen sei. Als Ausweg schlägt er einen "Vergleich" der Echospektrogramme mit einem Musterspektrogramm vor (Altes 1983). Eine denkbare Variante einer solchen Vergleichsoperation wäre im hier simulierten Filterbankmodell verwirklicht, wobei der Vergleich in der Messung der Laufzeiten an einzelnen Filtern besteht.

In Anbetracht der Frequenzselektivität einzelner Neurone auf primären Stufen der Hörbahn und ihrer zeitabhängigen Antwortstrukturen in Form von Aktionspotentialfolgen erscheint eine ausschließende Beantwortung der eingangs gestellten Frage Zeit- oder Frequenzanalyse (Siebert 1970) künstlich.

6.3 Experimente

Geeignete Dressurversuche könnten die Zuordnung biologisch ermittelter Leistungen zu bestimmten Empfangsprinzipien erleichtern. Neben dem bereits vorgeschlagenen Jitterexperiment mit kontrolliert verändertem äußerem Rauschen erscheint es sinnvoll, in diesem Experiment auch die absolute Laufzeit des Echos zu variieren, eine Phasenverschiebung im Echo durchzuführen, das Echo zeitlich zu spiegeln, einen CF-Laut mit gleicher Hüllkurvenform zurückzuspielen oder nach Bandpaßfilterung einzelne Frequenzabschnitte im Echo gezielt auszuschließen. Die Auswirkungen solcher Echomanipulationen auf das Leistungsvermögen hypothetischer Modelle werden in

diesem Abschnitt verglichen.

6.3.1 Absolute Laufzeit

Bei großen absoluten Echolaufzeiten t_a könnte aus zwei Gründen eine Leistungsminderung auftreten: sinkendes Signal/Rausch-Verhältnis und abnehmende Erinnerung an den ausgesendeten Laut.

Unter der Voraussetzung, daß eine Fledermaus stets gleich laut schreit, vermindert sich das Signal/Rausch-Verhältnis bei wachsendem Abstand des Reflektors durch Ausbreitungsverluste (proportional zu $(t_a/2)^{-4}$) und atmosphärische Absorption. In den von Simmons (1973) geschilderten Ergebnissen blieb die Leistung auch bei verändertem t_a konstant. Wenn nicht internes Rauschen der die Leistung limitierende Faktor ist, könnte das bedeuten, daß nur ein relativ störunanfälliges System die experimentellen Daten erklärt, nicht jedoch ein Korrelationsfilter, wie es Simmons (1973) postulierte.

Simmons und Kick (1984) und Altes (1984) wehren diesen Einwand gegen Kreuzkorrelation mit dem Argument einer "automatischen Verstärkungskontrolle" (automatic gain control) ab: Fledermäuse könnten die Echointensität durch Kontraktion der Mittelohrmuskeln regeln (Henson 1970; Pollack and Henson 1973). Weiterhin erhöhen sie die Signalintensität bei

äußerem Rauschen und könnten Information aus mehr Pulsen vor jeder Entscheidung sammeln. Auch, wenn internes Rauschen in den Versuchen von Simmons das variable, aber relativ geringe äußere Rauschen dominiert, wird sich die Leistung mit der absoluten Laufzeit relativ wenig ändern.

Um zu prüfen, welche Rolle das Gedächtnis spielt, sollte in einem Dressurversuch durch den Experimentator sichergestellt sein, daß das Signal/Rausch-Verhältnis am Kopf der Fledermaus unabhängig von t_a konstant bleibt. Unter dieser Annahme wäre bei großem t_a vermutlich die Leistungsfähigkeit all der Modelle beeinträchtigt, die den Amplitudenverlauf (kohärenter und semikohärenter Korrelator, Spektrenanalysator) oder die Hüllkurve (kohärenter und inkohärenter Hüllkurvenkorrelator, evtl. auch ein Spektrenanalysator) des Lautes merken müssen, bis das Echo eintrifft. Wenn diese Funktionsverläufe "neuronal fest verdrahtet" vorlägen, wären dagegen voraussichtlich keine gravierenden Leistungsabnahmen zu verzeichnen. Auch die Leistung von Empfängern, die nur den Zeitpunkt der Lautaussendung speichern (alle Hüllkurvenempfänger, der Leistungsempfänger und die Filterbänke), würde bei großem t_a nicht so stark beeinträchtigt.

Bei einem solchen Versuch ist allerdings zu bedenken, daß ein interner Mechanismus im Hörsystem der Fledermaus das Signal/Rausch-Verhältnis in Abhängigkeit von t_a verändern könnte: Bei kleinen Laufzeiten wären die synchron zur Laut-

aussendung kontrahierten Mittelohrmuskeln noch nicht wieder vollständig entspannt, so daß trotz gleichem von außen eingestellten Signal/Rausch-Verhältnis internes Rauschen verstärkt zur Geltung käme.

Die Leistung eines Spektrenanalysators wäre nicht nur durch eine mangelnde Speicherkapazität für den Laut beeinträchtigt, vielmehr könnte trotz gleichbleibendem Signal/Rausch-Verhältnis am Kopf der Fledermaus die Auflösung der bei großem t_a dicht liegenden Extrema auf dem Spektrum Probleme bereiten.

In Dressurversuchen mit Delphinen (Laufzeit: Murchison 1980; Detektion: Au and Turl 1983) wurde die absolute Laufzeit gleichfalls variiert. Die Ergebnisse sind jedoch nicht vergleichend zu diskutieren, da nicht mit künstlich verzögerten Echos gearbeitet wurde, sondern mit echten Reflektoren in einer natürlichen Umgebung.

6.3.2 Amplitudeninversion

Ein einfaches Testverfahren zur Phasenwahrnehmung schlägt Altes (1981a) mit der Amplitudeninversion eines Echos vor (ursprünglich zur Differenzierung zwischen kohärenter und semikohärenter Korrelation). In einem Laufzeitjitterexperiment bestünde der positive Reiz wiederum aus einer Folge von

Echos mit alternierenden Laufzeiten $t_a+\Delta t/2$, wobei nun das Echo zu z.B. $t_a-\Delta t/2$ jeweils amplitudeninvertiert ist. Das entspräche einem Phasenwinkel $\varphi=\pi$. Auf der Seite des negativen Reizes beträgt die Verzögerung konstant t_a. Technische Schwierigkeiten bei der Durchführung dieses Experimentes könnte eine Asymmetrie der Amplituden der Lautsprechermembran bereiten (Simmons, persönliche Mitteilung), wodurch das invertierte Echo eine andere Klangfarbe erhielte.

In allen Empfängern, die in bestimmten d'-Bereichen diskrete Nebengipfel in den Histogrammen der Schätzwerte aufweisen, wären die Extrema bei Amplitudeninversion um eine halbe Periodenlänge der prominenten Frequenz des Signals am Empfängerausgang verschoben. Ein anderes ungeradzahliges Vielfaches sei ausgeschlossen, d.h. das absolute Minimum des Lautes liege unmittelbar neben dem absoluten Amplitudenmaximum.

Bild 6.3 zeigt ein solches Histogramm zur Laufzeitschätzung. Es könnte in mehr oder weniger breiten d'-Bereichen aus jeder der vorgestellten Empfängerhypothesen hervorgehen, ausgenommen die Filterbank und die Hüllkurvenempfänger mit Tiefpaßfilterung. Geht man wie oben erläutert davon aus, daß ein Leistungseinbruch in der psychometrischen Kurve nur dann vorkommt, wenn die Wahrscheinlichkeitsverteilungen f aus einem Histogramm entstehen, lägen die in Bild 6.4 gezeigten Verteilungen vor.

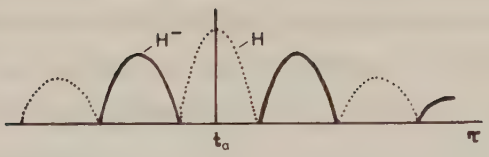


Bild 6.3: Hypothetisches Beispiel eines Histogramms H^- zur Laufzeitschätzung mit amplitudeninvertierten Echos. Punktierte Linie: Histogramm H für unveränderte Echos. t_a: absolute Laufzeit.

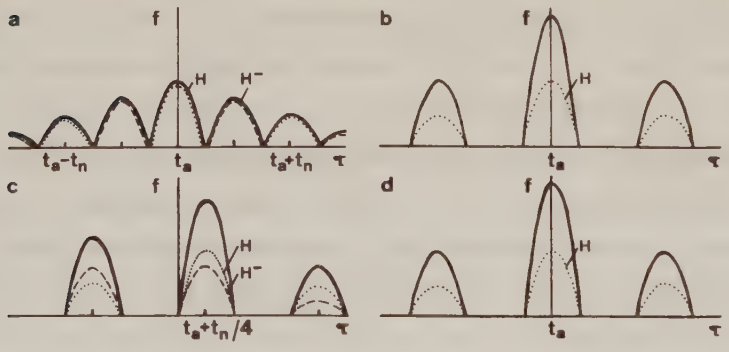


Bild 6.4: Wahrscheinlichkeitsverteilungen f für Schätzwerte τ im Laufzeitjitterexperiment mit einem amplitudeninvertierten Echo im positiven Reiz (Jitter) aus Histogrammen H (punktiert, mit Abstand t_n zwischen zwei relativen Maxima) und H^- (unterbrochene Linie, ein Echo amplitudeninvertiert). Positiver Reiz (a, c): $f(\tau)=H(\tau-\Delta t/2)+H^-(\tau+\Delta t/2)$, negativer Reiz (b, d): $f(\tau)=2H(\tau)$. a: kein Laufzeitjitter, $\Delta t=0$. c: Jitter $\Delta t=t_n/2$.

Wenn eine Fledermaus im Jitterexperiment die Strategie verfolgte, Schätzwerte mit "verschmierter" Häufigkeitsverteilung wie in Bild 6.4a dem positiven Reiz zuzuordnen und "deutlich strukturierte" Histogramme dem negativen

(Bild 6.4b, d), ergäbe sich folgende Konsequenz: Da bei Amplitudeninversion für $\Delta t=0$ eine verschmierte Verteilung f entstünde, würde die psychometrische Kurve mit P_c-Werten größer als 50% beginnen. Die Diskriminierungsleistung würde bei $\Delta t=15$ µs abnehmen, da diese Verzögerung um den halben Nebengipfelabstand eine deutlich unterbrochene Verteilung f (Bild 6.4c) für den positiven Reiz bewirkte. Für große Laufzeitjitter strebt P_c gegen 100%.

Eine solche psychometrische Kurve wäre wohlgemerkt nur innerhalb des Bereichs von d' zu messen, in dem Mehrdeutigkeiten in der Umgebung des zentralen Maximums im Histogramm existieren, nicht bei kleineren oder größeren d'-Werten, also weder bei dem Filterbankmodell noch bei den Hüllkurvenempfängern mit Tiefpaß. Einen Anhaltspunkt zur Differenzierung zwischen verschiedenen Empfängermodellen könnte die Breite des d'-Intervalls bieten, in dem der beschriebene Leistungseinbruch vorkommt.

In einer Weiterführung dieses Versuchsansatzes zur Phasenempfindlichkeit könnte ein "trading" von Phasenwinkel versus Laufzeitjitter versucht werden. So wie $\varphi=0$ einem Leistungseinbruch bei $\Delta t=30$ µs entspräche bzw. $\varphi=\pi$ bei $\Delta t=15$ µs, müßten dazwischenliegende Phasenwinkel durch entsprechende Laufzeitjitter auszugleichen sein.

Die Vorhersage für ein Jitterexperiment mit Amplitudeninver-

sion unter den Randbedingungen

1. Versuche finden bei Signal/Rausch-Verhältnissen (d') statt, für die Fehlschätzungen Nebengipfel in den Histogrammen produzieren,

2. Entscheidungen richten sich nach der Form der Histogramme der Schätzwerte (verschmiert versus strukturiert),

lautet somit: Außer bei der Filterbank und den Hüllkurvenempfängern mit Tiefpaß ist in den psychometrischen Kurven für alle Modellhypothesen in unterschiedlichen d'-Bereichen mit einem Leistungseinbruch bei einem Jitter von ca. ± 15 µs zu rechnen.

6.3.3 Zeitumkehr

Den Einfluß der Frequenz-Zeit-Struktur und damit der gesamten Phasenfunktion eines Echos könnte man testen, indem man Echos zeitlich gespiegelt zurückspielt (umgekehrtes Lesen der digitalisierten Amplituden aus einem Speicher). Die Schätzungen der Hüllkurven- und des Leistungsempfängers würden voraussichtlich nicht oder nur wenig beeinträchtigt. An den Korrelationsfiltern wären die Ausgangssignale jedoch zeitlich gedehnt, vor allem beim kohärenten und beim semikohärenten Korrelator. Der Übergang in den Bereich lokaler

Fehler wird sich vermutlich erst bei großen Signal/Rausch-Verhältnissen vollziehen und die Genauigkeit dort noch weit hinter der Vorhersage zurückliegen. An einer Filterbank bewirkt die Umkehrung der Modulationsrichtung viel breitere Histogramme, da sich die Einzelschätzungen der Filter maximal um die doppelte Lautdauer unterscheiden. Der gemeinsam abgegebene Schätzwert ist einer erheblich größeren Streuung unterworfen. In den Diagrammen würden die Prädiktionskurven voraussichtlich oberhalb der gezeigten liegen.

Für die Zeitumkehr gilt folgende Vorhersage: Wenn dem Empfangsprinzip bei Laufzeitjitterschätzungen kohärente oder semikohärente Kreuzkorrelation zugrunde läge, wäre die Verhaltensleistung erheblich gegenüber einem Experiment vermindert, in dem die Echos lediglich verzögert ankämen und nicht zusätzlich zeitlich gespiegelt.

6.3.4 Tiefpaß- und Bandpaßfilterung

Wenn tiefpaßgefilterte ("physikalisch intuitive" nach Rice (1982)) Hüllkurven selbst nicht als Echos akzeptiert werden, weil die niedrigen Frequenzen die Haarsinneszellen der Cochlea nicht ansprechen, könnte man die Hüllkurven etwa mit der Mittenfrequenz der Laute konstantfrequent modulieren. Je stärker die Tiefpaßfilterung, d.h. je glatter die Hüllkurven, desto weniger werden die Nebengipfel in den Histogram-

men der Hüllkurven- und des Leistungsempfängers ausgeprägt sein. Die Genauigkeit bei Laufzeitschätzungen würde erhöht.

Die Prädiktionskurven für die Hüllkurvenkorrelatoren werden sich kaum verändern. Da wegen der konstanten Phasenfunktion des Echos keine Pulskompression mehr stattfindet, die Nebengipfel aber aufgrund der hohen Trägerfrequenz erhalten bleiben, kann man für den kohärenten und den semikohärenten Korrelator eine erhebliche Verbreiterung des Ambiguity-Bereiches vorhersagen. Im Bereich lokaler Fehler wird die Schätzgenauigkeit jeweils abnehmen, so daß die Prädiktionskurven wie im letztgenannten Experiment eine abgeschwächte S-Form aufweisen müßten.

An einer Filterbank werden nur wenige Filter mit Bestfrequenzen in einem schmalen Bereich um die Trägerfrequenz das konstantfrequente Echo beantworten, dafür jedoch anhaltend während der gesamten Echodauer. Damit träte vermutlich eine erhebliche Leistungsverschlechterung ein.

Wollte man die Schätzgenauigkeit von Fledermäusen untersuchen, die CF/FM-Laute aussenden, wäre ein vergleichbares Experiment, nach einer Bandpaßfilterung als Echo nur den CF-Teil zurückzuspielen.

Um die Bedeutung der höheren Harmonischen in einem Ortungslaut bei Laufzeitschätzungen zu beurteilen, wäre ein Versuch

denkbar, in dem man den Bereich der im Echo enthaltenen Frequenzen für Eptesicus auf 25-55 kHz einschränkt. In der Kreuzkorrelation ehemals durch den harmonischen Aufbau unterdrückte Nebengipfel würden stärker hervortreten und die Schätzleistungen des kohärenten und des semikohärenten Korrelators reduzieren. Entspräche die Signalverarbeitung einer Fledermaus bei der Laufzeitschätzung anderen Modellhypothesen, würde sich die Reduktion des Frequenzbereichs der Echos nicht so bedeutend auswirken.

Vorhersage zur Tiefpaßfilterung: deutliche Formänderung der Prädiktionskurven bei kohärentem und semikohärentem Korrelator, bei der Filterbank abhängig von der Pulsdauer.

Vorhersage zur Bandpaßfilterung: erhebliche Leistungsverschlechterung bei kohärentem und semikohärentem Korrelator.

6.4 Ausblick

Die Analyse eines so komplexen Systems wie des Hörsystems der Fledermäuse erfordert Ansätze unter verschiedenartigen Aspekten. Die in dieser Arbeit dargestellten Computersimulationen können durch eine breitere Variation der Parameter der Filterbank und durch Vorhersagen für weitere Modelle ergänzt werden, und es ergaben sich Vorschläge zu Dressurversuchen und Anregungen für neurophysiologische Experimente.

Eine gegenüber der Entfernungsschätzung erweiterte Aufgabenstellung in einer Ortungssituation ist die präzise Lokalisation im dreidimensionalen Raum. Die hierbei implizierte Schätzung zweier Winkel beinhaltet die binaurale Signalverarbeitung. Auch zu dieser Fragestellung könnte die Leistung unterschiedlicher Empfängermodelle (z.B. Dunn et al. 1970; Altes 1978, 1979) in Diskriminierungsexperimenten mit Hilfe von Computersimulationen vorhergesagt werden. Die darin zugrunde gelegten Gedankenexperimente sollten einerseits die Vergleichbarkeit mit Ergebnissen aus Verhaltensversuchen (Peff and Simmons 1971; Lawrence and Simmons 1982a; Simmons et al. 1983), Elektrophysiologie (Manabe et al. 1978) und Neuroanatomie (Masterton et al. 1975) berücksichtigen.

7. Appendix

7.1 Fouriertransformation

In die Theorie der Fouriertransformation führen z.B. die Bücher von Burdic (1968), Lüke (1979) oder Papoulis (1962) ein.

Gegeben sei eine reellwertige zeitbegrenzte Funktion s(t). Ihre frequenzabhängige Fouriertransformierte lautet

$$FT(s(t);f) = S(f) = \int_{-\infty}^{\infty} s(t) \cdot \exp(-2\pi i f t)\, dt.$$

S(f) ist i.a. komplexwertig (nur reellwertig, wenn s(t) zum Zeitnullpunkt symmetrisch ist) und setzt sich aus einem Real- und einem Imaginärteil zusammen:

$$S(f) = Re(S(f)) + i\, Im(S(f)).$$

Die Aufspaltung in Betrag und Phasenspektrum lautet

$$S(f) = |S(f)| \exp(i\,\vartheta(f)),$$

wobei der Betrag

$$|S(f)| = + \sqrt{Re(S(f))^2 + Im(S(f))^2}$$

das Amplitudendichtespektrum und $|S(f)|^2$ das Energiedichtespektrum (in Einheiten Watt/Hz=Ws) liefern. Die logarithmischen Darstellungen beider Funktionen stimmen wegen der unterschiedlichen Faktoren überein:

$$10 \log_{10} \frac{|S(f)|^2}{S_o^2} = 20 \log_{10} \frac{|S(f)|}{S_o}, \quad S_o = \max_f(|S(f)|).$$

Die Phasenfunktion ist

$$\vartheta(f) = \arctan\,(Im(S(f)) \,/\, Re(S(f))).$$

Die inverse Fouriertransformation führt auf das Zeitsignal zurück:

$$FT^{-1}(S(f);t) = s(t) = \int_{-\infty}^{\infty} S(f)\, \exp(2\pi i f t)\, df.$$

7.2 Signalenergie

Die Signalenergie kann im Zeit- oder im Frequenzbereich berechnet werden:

$$E = \int_{-\infty}^{\infty} s^2(t)\, dt = \int_{-\infty}^{\infty} |S(f)|^2\, df.$$

7.3 Analytisches Signal

Ein reellwertiges Amplitudensignal und seine Hilbertransformierte

$$\hat{s}(t) = 1/\pi \int_{-\infty}^{\infty} s(\tau)/(t-\tau)\, dt$$

ergänzen sich zum analytischen Signal

$$s_a(t) = s(t) + i \cdot \hat{s}(t).$$

Seine Fouriertransformierte ist nur für positive Frequenzen von Null verschieden:

$$FT(s_a(t);f) = S_a(f) = \begin{cases} 0 & f<0 \\ S(f) & f=0 \\ 2S(f) & f>0 \end{cases}.$$

7.4 Mittenfrequenz

Die Mittenfrequenz wird aus dem Energiedichtespektrum für positive Frequenzen berechnet:

$$f_m = 2/E \int_0^\infty f\,|S(f)|^2\,df = 1/(2E) \int_0^\infty f\,|S_a(f)|^2\,df,$$

und es gilt:

$$\int_0^\infty (f-f_m)\,|S(f)|^2\,df = 0.$$

7.5 Effektive Bandbreite

Die effektive ("Korrelations-") Bandbreite (Burdic 1968) ist definiert als

$$\beta_e = \frac{E^2}{\int_{-\infty}^{\infty} |S(f)|^4\,df}.$$

7.6 Mittlere Bandbreite

Die Definition der mittleren Bandbreite lautet (Burdic 1968)

$$\beta_m = 1/\sqrt{E}\,\sqrt{\int_{-\infty}^{\infty} f^2\,|S(f)|^2\,df}.$$

7.7 Zentrierte mittlere Bandbreite

Die zentrierte mittlere Bandbreite ist (Swerling 1970)

$$B_{zm} = 1/\sqrt{E}\,\sqrt{\int_{-\infty}^{\infty} f^2\,|S(f)|^2\,df - (Ef_m/2)^2}\quad .$$

7.8 Hüllkurve

Das analytische Signal wird zu $\mu(t)$ und einem von der Mittenfrequenz abhängigen Term separiert:

$$s_a(t) = \mu(t)\,\exp(2\pi i f_m t).$$

Die Hüllkurve a(t) ist der reellwertige Betrag von $\mu(t)$ (Dugundji 1958):

$$a(t) = |\mu(t)|\,.$$

7.9 Phasenwinkel

Die Superposition

$$s_o(t) = \sin(2\pi f_o t) + 1/3\,\sin(2\pi 3 f_o t)$$

nähert grob eine Rechteckfunktion an. Für f_o bedeutet ein Phasenwinkel φ_o eine Zeitverschiebung um $\Delta t=\varphi_o/(2\pi f_o)$:

$$\sin(2\pi f_o t+\varphi_o) = \sin(2\pi f_o (t+\Delta t)),$$

für die 3. Harmonische, dem zweiten Summanden in $s_o(t)$, jedoch um $\Delta t/3$:

$$\sin(2\pi 3 f_o t+\varphi_o) = \sin(2\pi 3 f_o (t+\Delta t/3)).$$

7.10 Momentanfrequenz

Ist eine Funktion separierbar in

$$s(t) = a(t)\,\sin(\varphi(t)),$$

errechnet sich die Momentanfrequenz aus der Phasenfunktion zu

$$f_i(t) = 1/(2\pi)\,\frac{d}{dt}\,\varphi(t),$$

und die momentane Periodenlänge beträgt

$$t_i(t) = 1/f_i(t).$$

Eine lineare Frequenzmodulation (LFM) ergibt sich aus einem quadratischen Term in $\varphi(t)$:

$$\varphi_1(t) = 2\pi f_o t - 2\pi k t^2 + \varphi_o, \qquad 0 \le t \le T,$$

$$f_i(t) = f_o - 2kt \qquad \text{und}$$

$$t_i(t) = 1/(f_o - 2kt).$$

Die lineare Periodenmodulation (LPM) von f auf f beruht auf einer logarithmischen Phasenfunktion:

$$\varphi_2(t) = 2\pi f_o/b \cdot \ln(1+bt) + \varphi_o, \quad 0 \le t \le T,$$

$$b = (f_o - f_e)/(f_e T),$$

$$f_i(t) = f_o/(1+bt) \qquad \text{und}$$

$$t_i(t) = 1/f_o + bt/f_o.$$

7.11 Kreuzkorrelation

Die Kreuzkorrelation reellwertiger Signale sei

$$KKF(\tau) = \int_{-\infty}^{\infty} s_1(t)\, s_2(t+\tau)\, dt.$$

Ist s_2 z.B. eine um $\tau_o > 0$ verzögerte Replik von s_1,

$s_2(t)=s_1(t-\tau_o)$, nimmt KKF(τ) bei τ_o ein Maximum an. KKF(τ) wäre dann ein um τ_o verschobenes Abbild der Autokorrelation (AKF; $s_1=s_2$).

7.12 Ambiguityfunktion

Die Ambiguityfunktion für die analytische Form von Schmalbandsignalen ist (Woodward 1957)

$$\chi^{S}_{ss}(\tau,s) = \int_{-\infty}^{\infty} s_a(t)\, s_a^*(t-\tau)\, \exp(-2\pi i f_o s t)\, dt, \quad s=2v/c.$$

Zur komplex konjugierten Funktion $s_a^*(t)$ wird der Imaginärteil von $s_a(t)$ invertiert.

Die Breitband-Ambiguityfunktion bei Altes (1970) berücksichtigt, daß sich Dopplereffekte auf breitbandige Signale als Verzerrungen statt Frequenzverschiebungen auswirken und geht zurück auf Kelly und Wishner (1965):

$$\chi^{B}_{ss}(\tau',s') = \sqrt{s} \int_{-\infty}^{\infty} s_a(t)\, s_a^*(s'(t-\tau'))\, \exp(-2\pi i f_o s' t)\, dt,$$

$s'=(1+v/c)/(1-v/c)\cong 1+s.$

Die entsprechenden Crossambiguityfunktion zweier Amplitudenverläufe lauten

$$\chi^{S}_{12}(\tau,s) = \int_{-\infty}^{\infty} s_1(t)\, s_2^*(t-\tau)\, \exp(-2\pi i f_o s t)\, dt \quad \text{und}$$

$$\chi^{B}_{12}(\tau',s') = \sqrt{s'} \int_{-\infty}^{\infty} s_1(t)\, s_2^*(s'(t+\tau'))\, \exp(-2\pi i f_o s' t)\, dt.$$

7.13 Spektrogramm

Die komplexwertige Energiedichtefunktion in Zeit und Fre-

quenz lautet nach Rihaczek (1968, Gl. 10):

$$e_{ss}(t,f) = s_a(t)\, S_a^*(f)\, \exp(-2\pi i f t).$$

Das durch ein Frequenzfenster V(f) der 20 dB-Bandbreite B entstandene Kurzzeitspektrum läßt sich als zweidimensionales Faltungsprodukt aus den Energiedichtefunktionen des Signals und der Filter-Impulsantwort schreiben (Ackroyd 1971, Gl. 3):

$$S_{uv}(t,f) = e_{uu}(t,f) * e_{vv}^*(-t,f).$$

Das von Zeitfenstern gebildete Kurzzeitspektrum

$$S_{uw}(t,f) = e_{uu}(t,f) * e_{ww}^*(t,-f)$$

ist identisch mit S_{uv}, wenn gilt:

$$w(-t) = v(t) = FT^{-1}(V(t)).$$

7.14 Rauschen

Das als Schalldruck p(t) an einer Lautsprechermembran eintreffende Störsignal werde in eine Spannung n(t) transformiert, wobei die Kalibrierung zwischen p(t) und n(t) bekannt sei. Der von n(t) in einem Widerstand erzeugte Strom I(t) ist n(t)/R, die Leistung $P(t)=n^2(t)/R$ in Einheiten Watt. Die Energie eines Signals berechnet sich aus dem Zeitintegral der Leistung, wäre also für ein unendlich langes Störsignal unendlich groß. Daher gibt man die über ein Zeitintervall gemittelte Leistung

$$P_T = 1/T \int_0^T n^2(t)/R \, dt$$

an. Bei genügend großem T wird P_T ein Maß für die Rauschlei-

stung

$$P_n = \lim_{T\to\infty} P_T .$$

Wenn ein Meßgerät den zeitlichen Mittelwert des Amplitudenquadrats von n(t) angibt,

$$n_T = \sqrt{1/T \int_0^T n^2(t)\, dt} ,$$

dann ist

$$P_n = n_T^2/R \quad \text{für großes } T.$$

Mit Hilfe der Parsevalschen Gleichung erfolgt mit R=1Ω die Umrechnung zu

$$P_n = \int_{-\infty}^{\infty} |N(f)|^2\, df = \int_{-\infty}^{\infty} N_o/2\, df = B \cdot N_o .$$

7.15 Tiefpaßfilterung

Ein "Energiedetektor" beantwortet ein Signal s(t) mit der von der Integrationszeit T abhängigen Funktion

$$E_T(t) = \int_{-T}^{0} (s(t'-t))^2\, dt'.$$

Bei einigen Empfängermodellen (vgl. 3. Kapitel) wurde die Vergangenheit von s(t) hier dagegen mit einer "Gedächtnisfunktion" (vgl. Bild 3.3)

$$G(t) = \begin{cases} K^{|t|} & t\leq 0, \\ 0 & t>0, \quad K<1, \end{cases}$$

zu

$$E_G(t) = \int_{-\infty}^{0} G(t')\, (s(t'-t))^2\, dt'$$

gewichtet. Dies ist mathematisch äquivalent zu einer Faltung von s(t) mit der unendlich langen Impulsantwort

$$h(t) = G(-t)$$

und entspricht einem digitalen Tiefpaß erster Ordnung (Rabiner and Gold 1975). Die Antwort eines solchen Tiefpasses auf ein zu Zeiten $n\Delta t$ abgetastetes Signal $s_n(t)$ gewinnt man rekursiv

$$E_n(n\Delta t) = s_n(t) + KE_n((n-1)\Delta t),\ n \geq 0,$$

mit der Anfangsbedingung $E_n(-\Delta t)=0$. K wurde in den Simulationen so gewählt, daß die Impulsantwort

$$h(n\Delta t) = G(-n\Delta t)$$

bei dem gewünschten "Erinnerungsvermögen" noch 37% betrug.

7.16 Psychometrische Kurven

Die Häufigkeitsverteilungen der Schätzwerte für den positiven und den negativen Reiz sind

$$H_p(\tau) = H(\tau+\Delta t/2) \text{ und}$$

$$H_n(\tau) = H(\tau-\Delta t/2)$$

(vgl. Bild 4.5). $H(\tau)$ sei symmetrisch zu $\tau=0$. Wenn sich der Beobachter bei allen Beobachtungen $\tau<t_a$ für den positiven Reiz entscheidet, ergibt sich die Häufigkeit korrekter Entscheidungen aus der Fläche unter $H_p(\tau)$ für $\tau<t_a$:

$$P_c(t_a) = \int_{-\infty}^{t_a} H_p(\tau)\, d\tau = \int_{-\infty}^{t_a+\frac{\Delta t}{2}} H(\tau)\, d\tau = 0.5 + \int_{0}^{\frac{\Delta t}{2}} H(\tau)\, d\tau.$$

8. Literatur

Ackroyd MH (1970) Instantaneous spectra and instantaneous frequency. Proc IEEE 54: 141

Ackroyd MH (1971) Short-time spectra and time-frequency energy distributions. J Acoust Soc Am 50: 1229-1231

Airapetianz ES, Konstantinov AI (1974) Echolocation in nature. Nauka, Leningrad (russisch). Englische Obersetzung: Joint Publications Research Service, No 63328. 1000 North Glebe Road, Airlington, Virginia 22201

Allen JB (1983) Magnitude and phase-frequency response to single tones in the auditory nerve. J Acoust Soc Am 73(6): 2071-2092

Altes RA (1970) Methods of wideband signal design for radar and sonar systems. Dissertation, Rochester University

Altes RA (1971) Computer derivation of some dolphin echolocation signals. Science 173: 912-914

Altes RA (1978) Angle estimation and binaural processing in animal echolocation. J Acoust Soc Am 63: 155-173

Altes RA (1979) Target position estimation in radar and sonar, and generalized ambiguity analysis for maximum likelihood parameter estimation. Proc IEEE 67(6): 920-930

Altes RA (1980a) Detection, estimation, and classification with spectrograms. J Acoust Soc Am 67(4): 1232-1246

Altes RA (1980b) Models for echolocation. In: Busnel RG, Fish JF (eds) Animal sonar systems. Plenum Press, New York, 625-671

Altes RA (1981a) Echo phase perception in bat sonar? J Acoust Soc Am 69(2): 505-508

Altes RA (1981b) Review of "Animal sonar systems". Technical Memorandum TM 186, ORINCON Corporation, La Jolla, Kalifornien

Altes RA (1983) Spectrogram signal representations and models for animal sonar. 11e ICA, Paris, Lyon-Toulouse

Altes RA (1984) Echolocation as seen from the viewpoint of radar/sonar theory. In: Varjú D, Schnitzler HU (eds) Localization and orientation in biology and engineering. Springer, Berlin, 234-244

Altes RA, Skinner PP (1977) Sonar velocity resolution with a linear-period-modulated pulse. J Acoust Soc Am 61: 1019-1030

Altes RA, Titlebaum EL (1975) Graphical derivations of radar, sonar, and communication signals. IEEE Trans Aerosp Electron Syst AES-11: 38-44

Anderson DJ, Rose JE, Hind JE, Brugge JF (1971) Temporal position of discharges in single auditory nerve fibers within the cycle of a sine-wave stimulus: frequency and intensity effects. J Acoust Soc Am 49: 1131-1139

Au WWL, Turl CW (1983) Target detection in reverberation by an echolocating Atlantic bottlenose dolphin (Tursiops truncatus). J Acoust Soc Am 73(5): 1676-1681

Barankin EW (1949) Locally best unbiased estimates. Ann Math Statist 20: 477-501

Beuter KJ (1976) Systemtheoretische Untersuchungen zur Echoortung der Fledermäuse. Dissertation, Universität Tübingen

Beuter KJ (1980) A new concept of echo evaluation in the auditory system of bats. In: Busnel RG, Fish JF (eds) Animal sonar systems. Plenum Press, New York, 747-761

Birdsall TG, Roberts RA (1965) Theory of signal detectability: deferred-decision theory. J Acoust Soc Am 37: 1064-1074

Blough D (1967) Stimulus generalization as signal detection in pigeons. Science 158: 940-941

Blough D, Blough P (1977) Animal Psychophysics. In: Honig WK, Staddon JER (eds) Handbook of operant behavior. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, 514-538

Bogert BP, Healy MJR, Tukey JW (1963) The quefrency alanysis of time series for echoes: cepstrum, pseudo-autocovariance, cross-cepstrum and saphe cracking. In: Rosenblatt M (ed) Time series analysis. Wiley, New York, 209-243

Boneau CA, Cole JL (1967) Decision theory, the pigeon, and the psychophysical function. Psychological Review 74(2): 123-135

Burdic WS (1968) Radar signal analysis. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey

Cahlander DA (1964) Echolocation with wide-band waveforms: bat sonar signals. MIT Lincoln Lab Tech Rept 271. Clearinghouse for Fed Sci and Tech Info No AD-605322

Carterette E, Friedman M, Cosmides R (1965) Reaction-time distribution in the detection of weak signals in noise. J Acoust Soc Am 38: 531-542

Chow SK, Schultheiss PM (1981) Delay-estimation using narrow-band processing. IEEE T-ASSP 29(3): 478-484

Clopton BM (1972) Detection of increments in noise intensity by monkeys. J Exp Anal Behav 17: 473-481

Cook CE, Bernfeld M (1967) Radar signals. Academic Press, New York

Dicke RH (1953) US Patent No 2624876

Dugundji J (1958) Envelopes and pre-envelopes of real waveforms. IRE Trans PGIT 1: 53-57

Dunn JH, Howard DD, Pendleton KB (1970) Tracking radar. In: Skolnik MI (ed) Radar handbook. McGraw-Hill, New York, Ch. 21

Egan JP, Clarke FR (1966) Psychophysics and signal detection. In: Sidowski JB (ed) Experimental methods and instrumentation in psychology. McGraw-Hill, New York, 211-246

Egan JP, Greenberg GZ, Schulman AI (1961) Interval of the time uncertainty in auditory detection. J Acoust Soc Am 33: 771-778

Elsmore TF (1972) Duration discrimination: effects of probability of stimulus presentation. J Exp Anal Behav 18: 465-469

Evans EF (1975) Cochlear nerve and cochlear nucleus. In: Keidel WD, Neff WD (eds) Handbook of sensory physiology, vol 5/II. Springer, Berlin, 1-108

Evans EF (1977) Peripheral processing of complex sounds. In: Bullock TH (ed) Recognition of complex acoustic signals. Abakon Verlagsgesellschaft, Berlin, 145-159

Floyd RW (1980) Models of cetacean signal processing. In: Busnel RG, Fish JF (eds) Animal sonar systems. Plenum Press, New York, 615-623

Gabor D (1946) Theory of communication. JIEE (London) 93(3): 429-457

Galanter E (1974) Psychological decision mechanisms and perception. In: Carterette EC, Friedman MP (eds) Psychological judgment and measurement. Academic Press, New York (Handbook of perception, vol II, 85-125)

Glaser W (1971) Eine systemtheoretische Interpretation der Fledermausortung. Studia biophysica 27: 103-110

Glaser W (1974) Zur Hypothese des Optimalempfangs bei der Fledermausortung. J Comp Physiol 94: 227-248

Goldstein JL, Srulovicz P (1977) Auditory-nerve spike intervals as an adequate basis for aural frequency measurement. In: Evans EF, Wilson JP (eds) Physiology and biophysics of hearing. Academic Press, New York

Green DM (1960) Psychoacoustics and detection theory. J Acoust Soc Am 32: 1189-1203

Green DM, Swets JA (1974) Signal detection theory and psychophysics. Wiley, New York

Griffin DR (1958) Listening in the dark. Yale University Press, New Haven

Hack M (1963) Signal detection in the rat. Science 139: 758-759

Hall JL (1981) Hybrid adaptive procedure for estimation of psychometric functions. J Acoust Soc Am 69(6): 1763-1769

Helstrom CW (1960) Statistical theory of signal detection. Pergamon Press, London

Henson (1970) The ear and audition. In: Wimsatt WA (ed) Biology of bats. Academic Press, New York, 181-263

Hume AL (1974) Auditory detection and optimal response biases. Percept Psychophys 15: 425-433

Johnson RA (1980) Energy spectrum analysis in echolocation. In: Busnel RG, Fish JF (eds) Animal sonar systems. Plenum Press, New York, 673-693

Johnson RA, Titlebaum EL (1976) Energyspectrum analysis: a model of echolocation processing. J Acoust Soc Am 60: 484-491

Kelly EJ, Wishner RP (1965) Matched-filter theory for high-velocity, accelerating targets. IEEE Trans MIL 9: 56-69

Klauder JR, Price AC, Darlington S, Albersheim WJ (1960) The theory and design of chirp radars. Bell System Techn J 39: 745-808

Knight WC, Pridham RG, Kay SM (1981) Digital signal processing for sonar. Proc IEEE 69(11): 1451-1506

Koenig W, Dunn HK, Lacy LY (1946) The sound spectrograph. J Acoust Soc Am 18: 19-49

Kroszczyński JJ (1969) Pulse compression by means of linear-period modulation. Proc IEEE 57(7): 1260-1266

Lawrence BD, Simmons JA (1982a) Echolocation in bats: the external ear and perception of the vertical position of targets. Science 218: 481-483

Levitt H (1971) Transformed up-down methods in psychoacoustics. J Acoust Soc Am 49(2): 467-477

Lüke HD (1979) Signalübertragung. Springer, Berlin

Manabe T, Suga N, Ostwald J (1978) Aural representation in the Doppler-shifted-CF-processing area of the auditory cortex of the mustache bat. Science 200: 339-342

Masterton B, Thompson GC, Bechtold JK, Robards MJ (1975) Neuroanatomical basis of binaural phase-difference analysis for sound localization: a comparative study. J Comp and Physiol Psychol 89(5): 379-386

Middleton D (1960) An introduction to statistical communication theory. McGraw-Hill, New York

Murchison AE (1979) Maximum detection range and range resolution in echolocating Tursiops truncatus (Montague) Ph D Dissertation, University of California at Santa Cruz, Kalifornien

Murchison AE (1980) Detection range and range resolution of echolocating bottlenose porpoise (Tursiops truncatus). In: Busnel RG, Fish JF (eds) Animal sonar systems. Plenum Press, New York, 43-70

Nevin JA (1970) On differential stimulation and differential reinforcement. In: Stebbins WC (ed) Animal psychophysics. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, 401-423

Nevin JA, Olson K, Mandell C, Yarensky P (1975) Relative reinforcement and signal detection. J Exp Anal Behav 24: 335-367

O'Neill WE, Suga N (1982) Encoding of target range and its representation in the auditory cortex of the mustache bat. J Neuroscience 2(1): 17-31

Papoulis A (1962) The Fourier integral and its applications. McGraw-Hill, New York

Peff TC, Simmons JA (1972) Horizontal-angle resolution by echolocating bats. J Acoust Soc Am 51: 2063-2065

Penner RH, Murchison AE (1970) Experimentally demonstrated echolocation in the Amazon river porpoise Inia geoffrensis (Blainville). Proc 7th Ann Conf Bio Sonar and Diving Mammals 7: 17

Pollak GD (1980) Organizational and encoding features of single neurons in the inferior colliculus of bats. In: Busnel RG, Fish JF (eds) Animal sonar systems. Plenum Press, New York, 549-587

Pollack GD, Henson OWJr (1973) Specialized functional aspects of the middle ear muscles in the bat Chilonycteris parnellii. J Comp Physiol 84: 167-174

Pollak GD, Marsh DS, Bodenhamer R, Souther A (1977) Characteristics of phasic on neurons in inferior colliculus of unaesthetized bats with observations relating to the mechanisms for echo ranging. J Neurophys 40(4): 926-942

Rabiner LR, Gold B (1975) Theory and application of digital signal processing. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey

Rice SO (1982) Envelopes of narrow-band signals. Proc IEEE 70(7): 692-699

Rihaczek AW (1968) Signal energy distribution in time and frequency. IEEE Trans Inform Theory IT-14(3): 369-374

Rihaczek AW (1969) Principles of high-resolution radar. McGraw-Hill, New York

Rubin WL, DiFranco JV (1963) Analytic representation of wide-band radio frequency signals. J Franklin Inst 275: 197-204

Scarbrough K, Ahmed N, Carter GC (1981) On the simulation of a class of time delay estimation algorithms. IEEE T-ASSP 29(3): 534-540

Schief A, Seelen Wvon, Stagge J, Winkler G (1971) Empfang gestörter Signale durch den schwachelektrischen Fisch Gnathonemus petersii. Kybernetik 9(1): 34-43

Schnitzler HU (1968) Die Ultraschall-Ortungslaute der Hufeisen-Fledermäuse (Chiroptera-Rhinolophidae) in verschiedenen Orientierungssituationen. Z vergl Physiol 57: 376-408

Schnitzler HU (1970a) Echoortung bei der Fledermaus Chilonycteris rubiginosa. Z vergl Physiol 68: 25-38

Schnitzler HU (1970b) Comparison of the echolocation behavior in Rhinolophus ferrum-equinum and Chilonycteris rubiginosa. Bijdr dierk 40(1): 77-80

Schnitzler HU (1984) The performance of bat sonar systems. In: Varjú D, Schnitzler HU (eds) Localization and orientation in biology and engineering. Springer, Berlin, 212-224

Schnitzler HU, Henson OWJr (1980) Performance of airborne animal sonar systems: I. Microchiroptera. In: Busnel RG, Fish JF (eds) Animal sonar systems. Plenum Press, New York, 109-181

Schusterman RJ (1976) California sea lion auditory detection and variation of reinforcement schedules. J Acoust Soc Am 59: 997

Schusterman RJ (1980) Behavioral methodology in echolocation by marine mammals. In: Busnel RG, Fish JF (eds) Animal sonar systems. Plenum Press, New York, 11-41

Schusterman RJ, Barrett B, Moore P (1975) Detection of underwater signals by a California sea lion and a bottlenose porpoise: variation in the payoff matrix. J Acoust Soc Am 57(6): 1526-1532

Schusterman RJ, Johnson RW (1975) Signal probability and response bias in California sea lions. The Psychological Record 25: 39-45

Seelen Wvon, Reinig HJ (1972) Methoden zum Vergleich des Leistungsvermögens biologischer und technischer Systeme. Kybernetik 10(1): 1-16

Shelton BR, Picardi MC, Green DM (1982) Comparison of three adaptive psychophysical procedures. J Acoust Soc Am 71(6): 1527-1533

Simmons JA (1971) Echolocation in bats: signal processing of echoes for target range. Science 171: 925-928

Simmons JA (1973) The resolution of target range by echolocating bats. J Acoust Soc Am 54(1): 157-173

Simmons JA (1979) Perception of echo phase information in bat sonar. Science 204: 1336-1338

Simmons JA (1980) The processing of sonar echoes by bats. In: Busnel RG, Fish JF (eds) Animal sonar systems. Plenum Press, New York, 695-714

Simmons JA, Kick SA (1984) Physiological mechanisms for spatial filtering and image enhancement in the sonar of bats. Ann Rev Physiol 46: 599-614

Simmons JA, Lavender WA, Lavender VA (1975) Adaptation of echolocation to environmental noise by the bat, Eptesicus fuscus. FIBRC 1975, Kenya National Academy for Advancement of Arts and Science

Simmons JA, Stein RA (1980) Acoustic imaging in bat sonar: echolocation signals and the evolution of echolocation. J Comp Physiol 135: 61-84

Stebbins WC (1970) Animal psychophysics. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey

Strother GK (1961) Note on the possible use of ultrasonic pulse compression by bats. J Acoust Soc Am 33: 696-697

Strother GK (1967) Comments on aural pulse compression in bats and humans. J Acoust Soc Am 41: 529

Stutt CA (1964) some results on real-part /imaginary-part and magnitude-phase relations in ambuguity functions. IEEE Trans Inform Theory IT-16: 321-327

Suga N (1970) Echo-ranging neurons in the inferior colliculus of bats. Science 170:449-452

Suga N (1973) Feature detection in the auditory system of bats. In: Möller AR (ed) Basic Mechanisms in Hearing. Academic Press, New York, 675-744

Suga N, Jen PHS (1975) Peripheral control of acoustic signals in the auditory system of echolocating bats. J Exp Biol 62: 277-312

Suga N, Jen PHS (1977) Further studies on the peripheral auditory system of cf/fm bats spezialized for fine frequency analysis of doppler shifted echoes. J Exp Biol 69: 207-232

Suga N, Schlegel P (1973) Coding and processing in the auditory systems of FM-signal-producing bats. J Acoust Soc Am 54(1): 174-190

Suga N, Simmons JA, Shimozawa T (1974) Neurophysiological studies on echolocation systems in awake bats producing cf-fm orientation sounds. J Exp Biol 61: 379-399

Swerling P (1970) Radar measurement accuracy. In: Skolnik MI (ed) Radar handbook. McGraw-Hill, New York, ch 4

Swets JA, Shipley EF, McKey MJ, Green DM (1959) Multiple observations of signals and noise. J Acoust Soc Am 31: 514-521

Terman M, Terman HS (1972) Concurrent variation of response bias and sensitivity in an operant psychophysical test. Percept Psychophys 1: 428-432

Urkowitz H (1953) Filters for detection of small signals in clutter. J Appl Phys 24: 1024-1031

Urkowitz H (1967) Energy detection of unknown deterministic signals. Proc IEEE 55: 523

Van Trees HL (1968) Detection, estimation, and modulation theory, part I. Wiley, New York

Van Trees HL (1971) Detection, estimation, and modulation theory, part III. Wiley, New York

Villé J (1948) Théorie et application de la notion de signal analytique. Cables et Transmission 2^{e}A 1: 61-74

Wald A (1947) Sequential analysis. Wiley, New York

Webster FA, Brazier OG (1968) Experimental studies on echolocation mechanisms in bats. Aerospace Medical Res Lab, Wright-Patterson Air Force Base, Ohio, AD 673373

Wetherill GB, Levitt H (1965) Sequential estimation of points on a psychometric function. Brit J Math Statist Psychol 18: 1-10

Woodward PM (1957) Probability and information theory, with applications to radar. Pergamon Press, New York

Yager D, Duncan I (1971) Signal-detection analysis of luminance generalization in goldfish using latency as a graded response measure. Percept Psychophys 9: 353-355

9. Zusammenfassung

Echoortende Fledermäuse ermitteln aus der Laufzeit der Echos ihrer ausgesendeten Ultraschallaute die Entfernung zu Gegenständen in ihrer Umwelt. Die systemtheoretische Interpretation der Ergebnisse von Verhaltensversuchen zur Genauigkeit dieser Laufzeitschätzungen (Simmons 1973, 1979) kombiniert Grundlagen der Signalanalyse und der Psychophysik bei Tieren. Danach wurde die Leistung unterschiedlicher Empfängermodelle bei Laufzeitschätzungen mit Hilfe von Computersimulationen vorhergesagt.

Spekulationen über optimale Empfangsprinzipien konzentrierten sich bisher vorwiegend auf kohärente und semikohärente Kreuzkorrelation zwischen dem ausgesendeten Laut und dem zurückkehrenden Echo (Simmons 1979, 1980; Altes 1980a, 1981a). Die Simulationsergebnisse solcher Empfänger zeigen, daß diese Art der Informationsverarbeitung für Laufzeitmessungen jedoch mit hoher Wahrscheinlichkeit auszuschließen ist.

Generell weisen die vorliegenden Untersuchungen darauf hin, daß die in Dressurversuchen herrschenden Randbedingungen den Vergleich zwischen den Leistungen eines biologischen Systems und denen hypothetischer Modelle einschränken. So lassen die bisher vorliegenden experimentellen Daten (Simmons 1973,

1979) keine eindeutigen Aussagen über die Realisierung irgendwelcher Modellhypothesen zu.

Erst die Ergebnisse weiterer Verhaltensversuche zur Genauigkeit der Laufzeitschätzung könnten dazu beitragen, zwischen bestimmten Mechanismen der Signalverarbeitung im Hörsystem der Fledermäuse zu differenzieren. Die hier unterbreiteten Vorschläge zeigen Wege für weiterführende systemtheoretische Untersuchungen zur Echoortung bei Fledermäusen auf.

An dieser Stelle möchte ich allen danken, die zu dieser Arbeit beigetragen haben.

Mein besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. H.-U. Schnitzler, der den Fortgang der Arbeit mit viel Interesse verfolgte und mit wertvollen Hinweisen unterstützte.

Bei Herrn Dr. D. Menne bedanke ich mich ganz herzlich für die Einführungen in die Biologie und die Theorie der Sonarsysteme, für seine Hinweise, Ratschläge und allzeitige Hilfsbereitschaft.

Den Mitgliedern der Arbeitsgruppe Bioakustik, allen voran Dr. Joachim Ostwald, danke ich für die zahlreichen kritischen Diskussionen.

Die Untersuchungen wurden durch Sachmittel der Deutschen Forschungsgemeinschaft unterstützt (AZ Schn 138/14-15).

L E B E N S L A U F

20.09.1955	in Nürnberg geboren
Eltern:	Karl Hackbarth, Diplom-Handelslehrer, Oberstudienrat i.R., und Ehefrau Bertel
1962-1974	Grundschule, Förderstufe und Aufbaugymnasium der Gesamtschule Kirchhain, Kreis Marburg-Biedenkopf
22.05.1974	Abitur
WS 1974/75	Studium der Informatik der Richtung Medizin an der Technischen Universität München
1975-1981	Studium der Physik an der Philipps-Universität in Marburg
01.06.1981	Diplomprüfung
Diplomarbeit:	Analyse corticaler Schaltkreise mit multiplen Elektroden: kombinierte Technik von Summenpotential- und Einzelzell-Ableitungen am visuellen Cortex der Katze
01.08.1981	Beginn der Promotion am Institut für Biologie III (Zoophysiologie) der Eberhard-Karls-Universität in Tübingen unter Anleitung von Prof. Dr. H.-U. Schnitzler und Dr. D. Menne
Juni 1984	Abschluß der Promotionsarbeit

Meine akademischen Lehrer waren:

Cappeller, Eberhard, Eckhorn, Fischer, Fuhs, Ganßauge, Gradmann, Grawert, Gromes, Hühnermann, Mell, Neumann, Reitböck, Richter, Schnitzler, Stock, Targonski, Thomas, Varjú, Walcher, Waßmuth, Weiser, Wissel, Zimmermann.

Druck: Zeeb-Druck, Tübingen 7 (Hagelloch)